

UNIVERSITE D'ANGERS
UFR Sciences
2, Bd Lavoisier
49045 ANGERS Cedex 01

MINISTERE DE L'AGRICULTURE
I.N.H.
2, rue Le Nôtre
49045 ANGERS

ANNEE 1999-2000

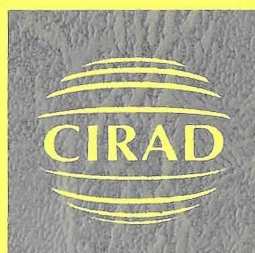
Mémoire de fin d'études

DESS TECHNOLOGIES DU VEGETAL

ETUDE COMPAREE DE LA BIOLOGIE DU DEVELOPPEMENT CHEZ TROIS
ESPECES DE MOUCHES DES FRUITS (*CERATITIS* SPP.) (DIPTERA :
TEPHRITIDAE), NUISIBLES AUX CULTURES FRUITIERES A LA REUNION

Présenté par :

DUYCK Pierre-François
Le 24 octobre 2000



CIRAD-FHLOR (Centre de Coopération Internationale en Recherche
Agronomique pour le Développement - Département des productions
Fruitières et Horticoles)
Laboratoire d'Entomologie de la Station de Bassin-Plat
BP 180
97455 Saint-Pierre cedex
Ile de La Réunion

UNIVERSITE D'ANGERS
UFR Sciences
2, Bd Lavoisier
49045 ANGERS Cedex 01

MINISTERE DE L'AGRICULTURE
I.N.H.
2, rue Le Nôtre
49045 ANGERS

ANNEE 1999-2000

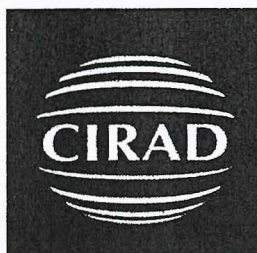
Mémoire de fin d'études

DESS TECHNOLOGIES DU VEGETAL


**ETUDE COMPAREE DE LA BIOLOGIE DU DEVELOPPEMENT CHEZ TROIS
ESPECES DE MOUCHES DES FRUITS (*CERATITIS* SPP.) (DIPTERA :
TEPHRITIDAE), NUISIBLES AUX CULTURES FRUITIERES A LA REUNION**

Présenté par :

DUYCK Pierre-François
Le 24 octobre 2000



CIRAD-FHLOR (Centre de Coopération Internationale en Recherche
Agronomique pour le Développement - Département des productions
Fruitières et Horticoles)
Laboratoire d'Entomologie de la Station de Bassin-Plat
BP 180
97455 Saint-Pierre cedex
Ile de La Réunion

UNIVERSITE D'ANGERS 2, Boulevard Lavoisier 49045 ANGERS INH (Institut National d'Horticulture) 2, rue Le Nôtre 49045 ANGERS	MEMOIRE DE FIN D'ETUDES D.E.S.S. Technologies du Végétal
AUTEUR : DUYCK Pierre-François	DATE : Avril à septembre 2000 Organisme d'accueil : CIRAD-FLHOR Réunion Station de Bassin-Plat Laboratoire d'Entomologie BP 180 97455 Saint-Pierre Cedex Maître de stage : QUILICI Serge Professeur de stage : RAT-MORRIS Elizabeth
TITRE : Etude comparée de la biologie du développement chez trois espèces de mouches des fruits (<i>Ceratitis</i> spp.) (Diptera : Tephritidae), nuisibles aux cultures fruitières à La Réunion.	Nombre de pages : 37 Promotion : 1999-2000
RESUME : A La Réunion, les mouches des fruits (Diptera : Tephritidae) constituent les principaux ravageurs des cultures fruitières. Le développement et la survie de la mouche méditerranéenne des fruits, <i>Ceratitis capitata</i> (Wiedemann), de la mouche du Natal, <i>C. rosa</i> (Karsch) et de la mouche des Mascareignes, <i>C. catoirii</i> Guérin-Mèneville sont comparés à 5 températures constantes de 15 à 35°C. Les seuils minimums de développement et les constantes thermiques ont pu être calculés par le modèle des sommes de température. Les espèces diffèrent notamment au stade larvaire et peu au stade embryonnaire. <i>C. rosa</i> semble plus adaptée aux basses températures que les deux autres espèces. Globalement <i>C. catoirii</i> possède une survie faible sur l'ensemble de la gamme de température étudiée. La distribution des trois <i>Ceratitis</i> sur l'île peut être partiellement expliquée par la réponse différentielle des espèces à la température. D'un point de vue appliqué, les résultats obtenus serviront à optimiser les élevages au laboratoire. Ils contribueront en outre, dans un proche avenir, aux études conduites sur la modélisation des populations de mouches des fruits.	
ABSTRACT : Fruit flies (Diptera : Tephritidae) are the more important pests damaging fruit crops in Reunion island. Survival and development of the Mediterranean fruit fly, <i>Ceratitis capitata</i> (Wiedemann), the Natal fruit fly, <i>C. rosa</i> (Karsch) and the Mascarenes fruit fly, <i>C. catoirii</i> Guérin-Mèneville were compared at 5 constant temperatures from 15 to 35°C. The lower developmental threshold and the thermal constant were calculated using the temperature summation model. It is to be noted that the species differ mainly at the larval stage and few at the egg stage. <i>C. rosa</i> seems to be better adapted to low temperatures than the two others. Globally <i>C. catoirii</i> has a low survival rate on the whole range of temperature studied. The different responses of the three <i>Ceratitis</i> species at various temperatures can explain to some extent their distribution on the island. The results obtained will be used for optimising laboratory rearing. Furthermore, our data will be useful for constructing computer simulation models to predict fruit flies population dynamics.	
MOTS CLES : Diptera, Tephritidae, <i>Ceratitis</i> , mouches des fruits, température, développement, survie	Diffusion et référence : <input checked="" type="checkbox"/> non limitées <input type="checkbox"/> sous réserve d'accord <input type="checkbox"/> non autorisées
Je soussigné, Serge QUILICI, propriétaire des droits de reproduction du mémoire ci-dessus autorise par la présente, toutes les sources bibliographiques à signaler et publier ledit mémoire.	
DATE : 22 septembre 2000	SIGNATURE 

MERCI,

A Serge Quilici, mon maître de stage et entomologiste au CIRAD Réunion, pour son accueil au sein du laboratoire et pour m'avoir accordé confiance et autonomie.

A tous les membres de l'équipe " Mouches des fruits" : Antoine, Christophe, Serge, Jim et de l'entomologie "maraîchage" : André et "Moutou" pour leur aide, leur accueil et leur enthousiasme.

A Thuy, stagiaire de DEA, pour sa sympathie et pour m'avoir aidé dans mes manipulations.

A Frédéric CHIROLEU pour ses conseils en statistiques.

Aux autres employés, stagiaires ou VATs pour les bons moments partagés pendant ces six mois.

SOMMAIRE

NOTES STANDARDISÉES
REMERCIEMENTS

INTRODUCTION

PREMIERE PARTIE GENERALITES

I- LA REUNION FACE AU PROBLEME DES MOUCHES DES FRUITS	2
I.1- Présentation de l'île	2
I.2- L'agriculture réunionnaise	3
I.2.1- Généralités	3
I.2.2- Les cultures fruitières	3
I.3- Les différentes espèces de mouches des fruits nuisibles à La Réunion	3
I.3.1- Quelques éléments de systématique	3
I.3.2- Les sept espèces de mouches des fruits d'intérêt économique à La Réunion	4
II- ELEMENTS DE BIOLOGIE DES TEPHRITIDAE	6
II.1- Développement pré-imaginal	6
II.2- Biologie des adultes	6
II.2.1- Reproduction	6
Ovogenèse	6
Accouplement	7
Ponte	7
II.2.2- Alimentation	7
III- LES TROIS ESPECES ETUDIEES	8
III.1- <i>Ceratitis capitata</i> (Wiedemann, 1824)	8
III.1.1- Distribution	8
III.1.2- Description	8
III.1.3- Plantes-hôtes	8
III.2- <i>Ceratitis rosa</i> (Karsch, 1887)	8
III.2.1- Distribution	8
III.2.2- Description	9
III.2.3- Plantes-hôtes	9
III.3- <i>Ceratitis catoirii</i> Guérin-Mèneville, 1843	9
III.3.1- Distribution	9
III.3.2- Description	10
III.3.3- Plantes-hôtes	10
IV- METHODES DE LUTTE CONTRE LES MOUCHES DES FRUITS	11
IV.1- Systèmes de piégeage	11
IV.2- Le traitement par taches	11
IV.3- Les mesures prophylactiques	12
IV.4- La lutte biologique	12
IV.5- La lutte autocide	12
V- RELATION ENTRE TEMPERATURE ET DEVELOPPEMENT CHEZ LES INSECTES	13
V.1- Modèles	13
V.1.1- Modèles linéaires	13
V.1.2- Modèles non linéaires	14
V.2- Résultats d'études antérieures	14
V.2.1 - Stades immatures	14
V.2.2- Maturation des ovaires	15
V.2.3- Autres facteurs influant sur le taux de développement	16
VI- OBJECTIFS DE L'ETUDE	17

DEUXIEME PARTIE
MATERIEL ET METHODES

I- MATERIEL BIOLOGIQUE 18

II- MÉTHODES D'EXPÉRIMENTATION ET D'ANALYSE 18

 Stade embryonnaire 18

 Stades larvaires 19

 Stade nymphal 19

 Maturation ovarienne 19

 Modèle des sommes de températures 20

 Taux de survie 20

 Analyses statistiques 20

TROISIEME PARTIE
RESULTATS

I- INFLUENCE DE LA TEMPERATURE SUR CHAQUE ESPECE..... 21

 I.1- *Ceratitis capitata* 21

 Taux et temps de développement 21

 Taux de survie 22

 I.2- *Ceratitis rosa* 22

 Taux et temps de développement 22

 Taux de survie 23

 I.3- *Ceratitis catovirii* 23

 Taux et temps de développement 23

 Taux de survie 24

II- COMPARAISON ENTRE LES TROIS ESPÈCES 25

 II.1- Stade embryonnaire 25

 Taux et temps de développement 25

 Taux de survie 25

 II.2- Stade larvaire 25

 Taux et temps de développement 25

 Taux de survie 25

 II.3- Stade nymphal 26

 Taux et temps de développement 26

 Taux de survie 26

 II.4- Maturation ovarienne 26

III- COMPARAISON ENTRE MÂLES ET FEMELLES 27

QUATRIEME PARTIE
DISCUSSION

 Implications physiologiques 28

 Conditions d'élevage 30

 Répartition géographique 30

 Implications pratiques 31

CONCLUSION

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

INTRODUCTION

Les mouches des fruits (Diptera : Tephritidae) causent des dégâts importants sur les cultures fruitières et maraîchères à La Réunion. Ainsi, trois espèces du genre *Ceratitis* s'attaquent aux cultures fruitières :

- la mouche méditerranéenne des fruits ou cératite, *C. capitata*, qui est surtout abondante dans les zones sèches de basse altitude,
- la mouche du Natal, *C. rosa*, qui constitue l'espèce la plus nuisible. Très polyphage, elle est largement répandue dans l'île, du niveau de la mer jusqu'à 1500 m d'altitude,
- *C. catovirii*, espèce endémique des Mascareignes, qui est surtout présente en zones humides de basse altitude.

Si de nombreux travaux ont été réalisés sur la cératite, dans divers pays du monde, la mouche du Natal a encore été à ce jour très peu étudiée, malgré sa grande importance dans de nombreux pays africains. La biologie de *C. catovirii* est encore totalement inconnue.

L'importance relative de ces espèces dans les diverses zones de l'île est fonction de la compétition inter-spécifique, modulée par les facteurs intrinsèques (potentiel biotique des espèces) ou extrinsèques (climat, nature et abondance des plantes hôtes...).

La présente étude vise à préciser l'influence de la température sur la durée de développement et la survie des différents stades pré-imaginaux ainsi que sur la maturation ovarienne afin d'obtenir des données sur l'ensemble du cycle.

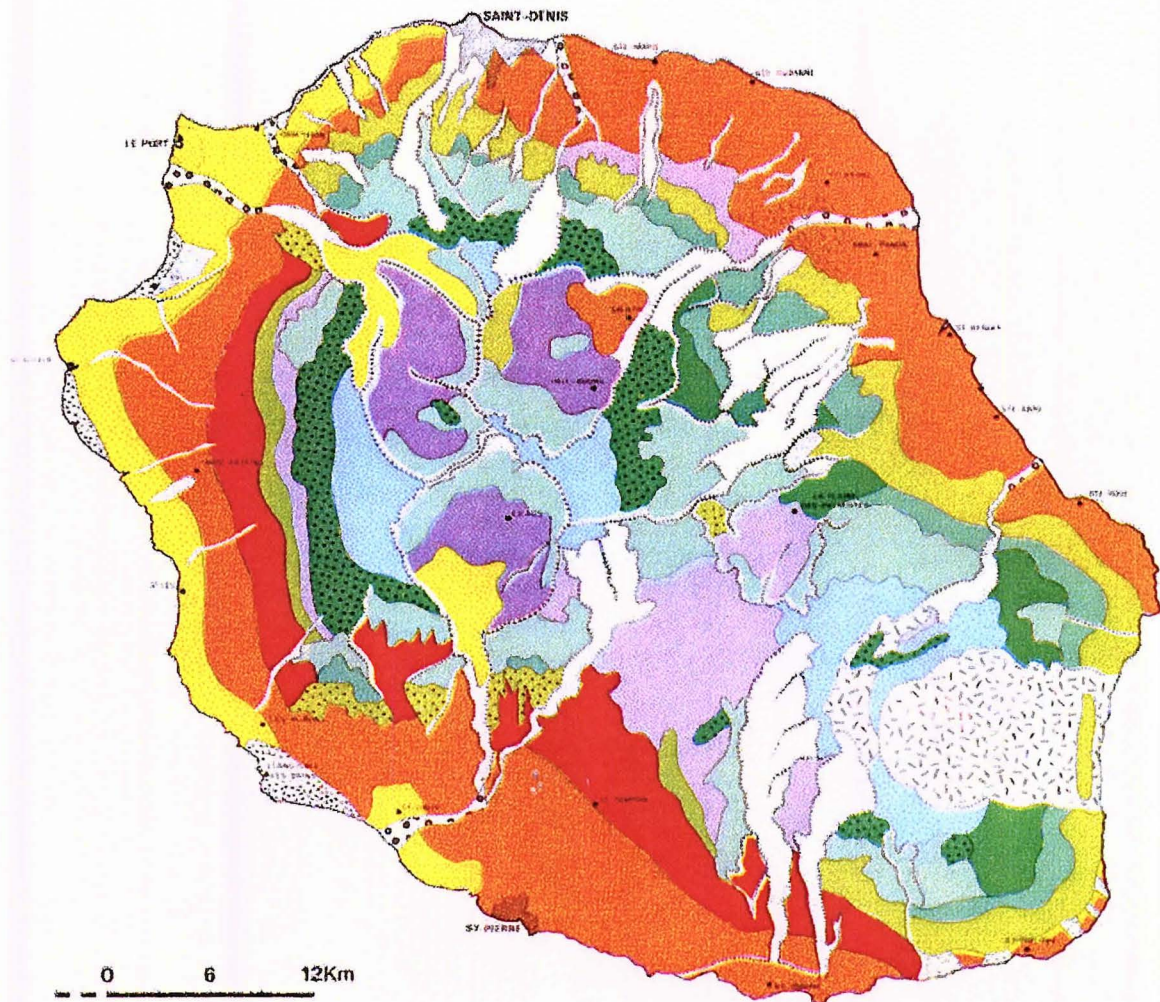
Les résultats devraient permettre de mieux interpréter la distribution observée des trois espèces dans l'île et d'optimiser les conditions d'élevage au laboratoire. Enfin, ils serviront de base indispensable à différents travaux prévus dans un proche avenir sur la modélisation des populations de mouches des fruits à La Réunion.

PREMIERE PARTIE













GENERALITES



Ph. S. Quilici



VEGETATION NATURELLE

-  Absence de végétation (ou lichens, lougères) (volcanisme actuel)
-  Végétation éricoïde d'altitude
-  Forêt mesotherme
-  Forêt megatherme hygrophile
-  Fourré très hygrophile à Pandanus
-  Forêt à Acacia heterophylla (Tamarins)
-  Forêt secondaire à Goyaviers et Jamrose
-  Forêt secondaire à Goyaviers dominants
-  Savane semi-aride herbeuse ou arbustive à Leucaena (végétation secondaire)
-  Végétation marécageuse
-  Végétation méditerranéenne des escarpements
-  Lits actuels des cônes de déjection

ACTIVITES AGRICOLES ET BOISEMENTS








-  Canne à sucre
-  Géranium et cultures diverses (légumes, maïs, tabac, fruitiers, fleurs, vetyver...)
-  Boisements d'Acacia decurrens
-  Paturages d'altitude dominants
-  Cultures des "cirques" (sur "îlets") et végétation des zones ravinees
-  Vanille
-  Boisements de Filaos sur sables littoraux

Figure 2. Carte de la végétation naturelle et des activités agricoles de l'île de La Réunion (d'après Cadet, 1980).

I- LA REUNION FACE AU PROBLEME DES MOUCHES DES FRUITS

I.1- PRESENTATION DE L'ILE

La Réunion est une île tropicale de l'hémisphère sud ($55^{\circ}29'$ de longitude Est et $21^{\circ}53'$ de latitude Sud) (Fig. 1).

Elle est la partie émergée d'un énorme volcan bouclier de 7000 m de hauteur. L'île couvre une surface de 2512 km² et culmine au Piton des Neiges à 3069 m d'altitude.

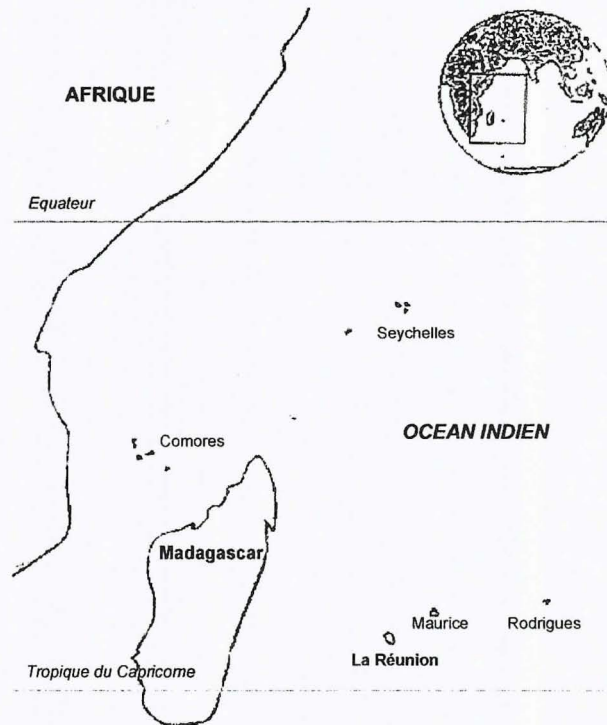


Figure 1. Situation géographique de l'île de La Réunion dans la région Océan Indien.

Il n'est pas évident de définir le climat de La Réunion. De sa position tropicale, son état insulaire et son relief tourmenté résultent une multitude de microclimats, ce qui entraîne une grande diversité des plantes sauvages et cultivées. Toutefois, deux principales régions climatiques, qu'il faut également croiser avec l'altitude qui accentue les différentiels thermiques et pluviométriques (on parle des "hauts" de l'île), peuvent être définies :

- la côte "au vent", orientée nord-est face aux alizés, reçoit 70 % des précipitations (3 à 10 m/an),
- la côte "sous le vent", orientée sud-ouest, reçoit moins de 2m/an et de façon très irrégulière.

De plus, le climat réunionnais est marqué par deux saisons :

- l'hiver austral, de mai à novembre, frais et sec,
- l'été austral, de décembre à avril, nettement plus chaud et pluvieux avec des précipitations extrêmes et des phénomènes cycloniques (Anonyme, 1999).

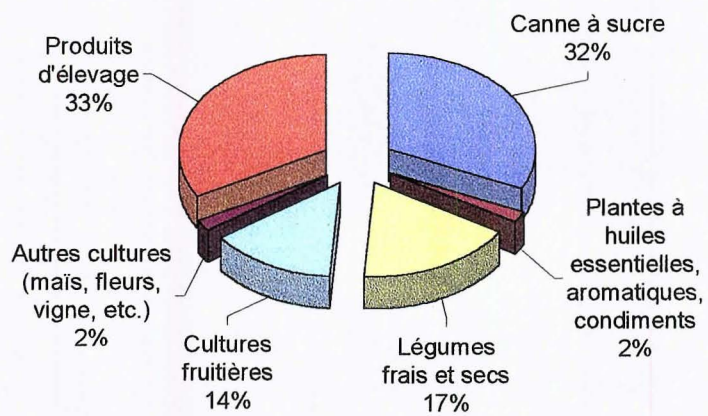


Figure 3. Principales productions agricoles à l'île de La Réunion, en valeur relative (*Anonyme, 1998*).

I.2- L'AGRICULTURE REUNIONNAISE

I.2.1- Généralités

A La Réunion, moins du cinquième du territoire est réservé à l'agriculture, soit en 1997, 42931 ha de surface agricole utile (SAU) qui s'organisent de la façon suivante (Fig. 2) :

- 73 % de terres arables (canne à sucre : culture la plus importante avec 734 millions de francs et 25600 ha, cultures légumières : 2000 ha, cultures fruitières semi-permanentes : 848 ha...),
- 21 % de friches productives et prairies,
- 4 % de cultures fruitières permanentes...(Anonyme, 1998)

On trouve également un grand nombre d'élevages dont les effluents, très importants, ne sont pas traités (Anonyme, 1999).

I.2.2- Les cultures fruitières

En 1997, les cultures fruitières occupent 2687 ha de SAU, pour une production de 46000 tonnes de fruits d'une valeur de 318 millions de francs, soit 14 % de la filière agricole ou 20 % des productions végétales (Anonyme, 1998) (Fig. 3).

Les principaux fruits cultivés à La Réunion sont les litchis (1000 ha), les bananes (500 ha), les agrumes (385 ha), les ananas (330 ha) et les mangues (280 ha) (Anonyme, 1998). On y produit également des noix de coco, des pêches, des fraises, des avocats...

I.3- LES DIFFERENTES ESPECES DE MOUCHES DES FRUITS NUISIBLES A LA REUNION

I.3.1- Quelques éléments de systématique

Les mouches des fruits appartiennent à la famille des Tephritidae qui compte 4000 espèces réparties en 500 genres (White & Elson-Harris, 1992) dont 250 sont d'importance économique (Quilici et Franck, 1999). Leur position systématique est la suivante (White & Elson-Harris, 1992) :

Ordre : Diptera

Sous-ordre : Brachycera

Division : Cyclorrapha

Groupe : Schizophora

Section : Haplostomata

Super-famille : Tephritoidea

Famille : Tephritidae

Tous les Tephritidae ne sont pas ravageurs des fruits : certains taxons comme la sous-famille des Trypetinae par exemple, s'attaquent aux fleurs, d'autres comme la sous-tribu des Gastrozonina sont des ravageurs de tissus parenchymateux de racines, de tiges ou de feuilles (White & Elson-Harris, 1992) (*Tab. I*).

1.3.2- Les sept espèces de mouches des fruits d'intérêt économique à La Réunion

Les sept espèces nuisibles à La Réunion ont été recensées par Etienne (1982). Quatre d'entre elles font partie de la tribu des Ceratitini, sous tribu des Ceratitina, et trois de la tribu des Dacini.

- Ceratitini :

- *Neoceratitis cyanescens* (Bezzi) ou Mouche de la Tomate. Cette espèce a récemment fait l'objet d'un travail de thèse au CIRAD-FHLOR Réunion de Bassin-Plat (Brevault, 1999),
- *Ceratitis (Pterandrus) rosa* (Karsch) ou Mouche du Natal,
- *Ceratitis (Ceratitis) capitata* (Wiedemann) ou Mouche Méditerranéenne des Fruits,
- *Ceratitis (Ceratitis) catovirii* Guérin-Mèneville ou Mouche des fruits des Mascareignes. C'est une espèce endémique de La Réunion et de Maurice, de faible importance économique.

Les trois espèces du genre *Ceratitis* présentes à La Réunion font l'objet du présent travail, certains aspects de la biologie de ces espèces étant détaillés dans ce mémoire.

- Dacini :

- *Dacus (Didacus) ciliatus* (Loew) ou Mouche Ethiopienne des Cucurbitaceae,
- *Dacus (Dacus) demmerezi* (Bezzi) ou Mouche des Cucurbitaceae de l'Océan Indien,
- *Bactrocera (Zeugodacus) cucurbitae* (Coquillett) ou Mouche du Melon,

Ces trois espèces ont également fait l'objet d'une thèse récente conduite au CIRAD-FHLOR Réunion (Vayssières, 1999).

La mouche de la pêche *Bactrocera zonata* (Saunders) a été repérée pour la première fois dans les Mascareignes, en 1986, à Maurice. En 1991, le premier mâle était capturé à La Réunion. Depuis, cette mouche a fait l'objet d'une

attention toute particulière, et depuis janvier 2000, un dispositif important visant à son éradication a été mis en place (SPV/CIRAD, 2000).

Ces mouches constituent des ravageurs économiquement dangereux pour les cultures fruitières (diverses familles botaniques) et maraîchères (Solanaceae et Cucurbitaceae). Selon une estimation du CIRAD-FHLOR, les coûts (pertes directes et coûts de la lutte) s'élèveraient à 7 millions de francs chaque année à La Réunion pour les seules cultures fruitières (Bunge-Vivier, 1993). Le problème est d'autant plus important que les espèces de mouches tropicales sont le plus souvent polyphages et que, sous un tel climat, la fructification des plantes-hôtes s'échelonne sur toute l'année, ce qui assure le maintien et le renouvellement continu des populations de mouches (Etienne, 1982).

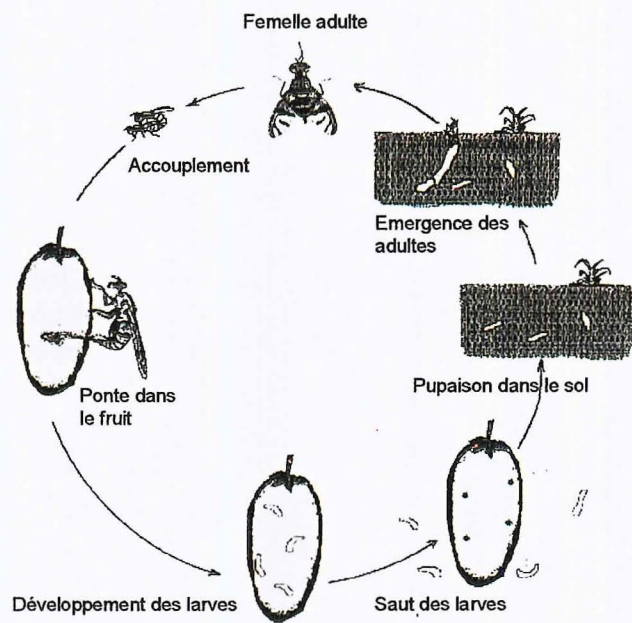


Figure 4. Cycle de développement des mouches des fruits (Brévault, 1999).



Figure 5. De l'œuf à la pupa, les différents stades de développement pré-imaginaux chez les Tephritidae (Ph. A. Franck).

II- ELEMENTS DE BIOLOGIE DES TEPHRITIDAE

Le cycle de développement d'un insecte consiste en la succession de ses différents stades, de l'œuf à l'imago. Nous résumerons ci-dessous le cycle de développement rencontré chez les Tephritidae (*Fig. 4*).

Au cours de sa vie, l'insecte adulte aura à répondre à deux motivations principales : l'alimentation et la reproduction. La prise alimentaire est indispensable pour assurer une bonne reproduction car l'état nutritionnel de l'adulte affecte directement la maturation des gonades (Williamson, 1989).

II.1- DEVELOPPEMENT PRE-IMAGINAL

Les œufs, qui mesurent environ 1 mm, sont blancs et légèrement arqués. A l'éclosion, de minuscules asticots émergents des œufs. Les nutriments dont les larves se nourrissent, glucides, protéines et eau, sont tirés du milieu dans lequel elles se développent, c'est à dire le fruit. La durée du cycle larvaire, qui passe par trois stades (L1, L2, L3), peut varier fortement pour une espèce donnée en fonction du fruit-hôte (Carey, 1984 ; Fernandes-da-Silva & Zucoloto, 1993).

A l'issue du troisième stade larvaire, l'asticot quitte le fruit en sautant, comme mû par un véritable ressort. Il retombe alors sur le sol dans lequel il se nymphose. La nymphe consiste en un petit tonnelet marron (la pupa), duquel émergera l'adulte de mouche (*Fig. 5*).

II.2- BIOLOGIE DES ADULTES

II.2.1- Reproduction

Trois étapes importantes peuvent être distinguées dans la biologie de la reproduction des mouches des fruits. Il s'agit de la maturation des gonades et des gamètes, de l'accouplement et de la ponte.

Ovogenèse

La figure 6 présente la structure de l'ovaire d'une femelle de Tephritidae.

Au cours de l'ovogenèse, trois étapes sont particulièrement remarquables (Tzanakakis & Koveos, 1986 ; Williamson, 1989) :

- 1- *la pré-vitellogénèse* : des trophocytes prévitellogéniques sont en cours de formation, les follicules ont un aspect translucide.
- 2- *la vitellogénèse* : les cellules folliculaires entreprennent leur différenciation, une partie de l'ovocyte prend une coloration blanchâtre.
- 3- *la maturité des œufs* : l'ovocyte comprend un chorion bien développé et une membrane vitelline.

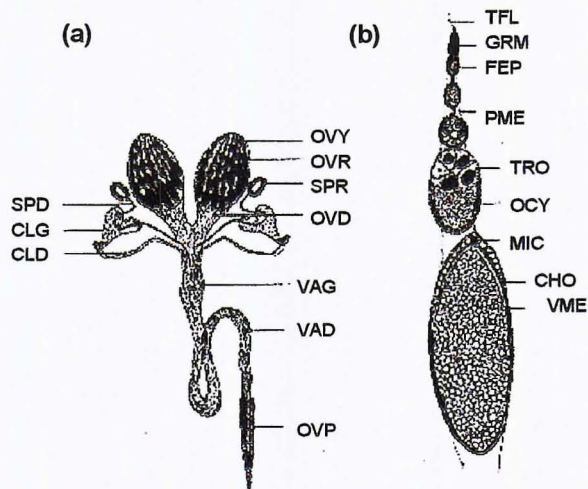


Figure 6. (a) Appareil génital femelle de *Ceratitis capitata*. CLD, canal de la glande collétérique; CLG, glande collétérique; OVD, oviducte; OVP, ovipositeur; OVR, ovariole; OVY, ovaire; SPD, canal de la spermathèque; SPR, spermathèque; VAD, canal vaginal; VAG, vagin. (b) Coupe longitudinale d'un ovariole. CHO, chorion; FEP, épithélium folliculaire; GRM, germarium; MIC, micropyle; OCY, ovocyte; TFL, filament terminal; TRO, trophosome; VME, membrane vitelline (d'après Fletcher, 1989).

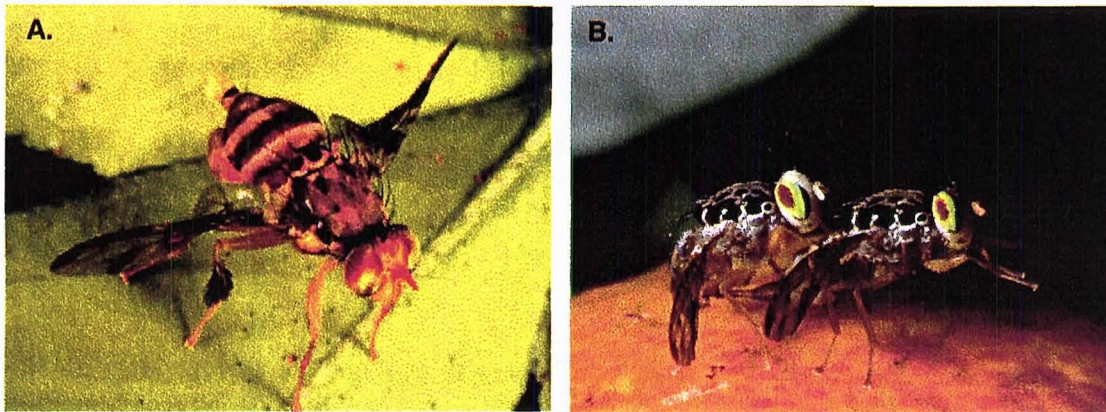


Figure 7. Photo A: mâle de *C. rosa* en appel phéromonal. Photo B : accouplement de *C. catovirii* (Ph. A. Franck).

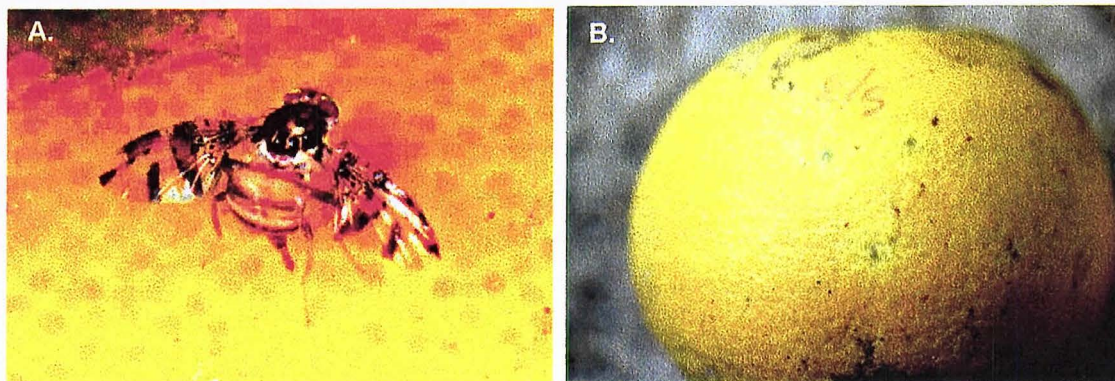


Figure 8. Photo A : ponte de *C. rosa* (Ph. A. Franck). Photo B : piqûre de Tephritidae sur orange (Ph. S. Quilici)

Accouplement

Un comportement de cour du mâle précède généralement l'accouplement. Le fait le plus remarquable est, chez certaines espèces, l'existence d'un appel phéromonal des mâles. C'est notamment le cas pour les mâles de *C. capitata* (Féron, 1962), *C. rosa* (Myburgh, 1962) et *C. catoirii* (Dos Reis Correia, 1999) ainsi que ceux de certaines espèces de Dacini (Dehecq, 1995). L'appel consiste en la dévagination d'une ampoule anale qui libère une phéromone très odorante attractive pour la femelle (Fig. 7).

Certains auteurs considèrent que le fruit est un lieu de rendez-vous pour la cour et l'accouplement, en particulier chez *C. capitata* (Féron, 1962)

Ponte

Lorsqu'une femelle de mouche des fruits répond à une motivation de ponte, plusieurs comportements peuvent être observés sur le fruit : la prospection, le nettoyage, l'agressivité envers d'autres femelles, la ponte ou la tentative de ponte, le "frottement" de l'ovipositeur et le nettoyage de l'ovipositeur.

Dès que la femelle est prête à pondre, après un certain temps de prospection, elle étend son ovipositeur et commence à forer dans le fruit hôte. Les œufs sont pondus à quelques millimètres sous l'épiderme du fruit. Les dégâts se traduisent par une décoloration de l'épiderme du fruit au niveau de la piqûre puis par la pourriture du fruit (Fig. 8).

Après la ponte, les femelles de nombreuses espèces marquent le site de ponte en y déposant une phéromone (HMP : *Host Marking Pheromone*) qui inhiberait la ponte d'autres femelles (Prokopy & Roitberg, 1989).

Alimentation

L'insecte parfait, tout comme la larve, a besoin d'une alimentation glucidique et protéique. L'adulte s'alimente principalement sur les feuilles des plantes hôtes et non-hôtes, où il trouve les différents nutriments dont il a besoin : sucre, protéines et eau dans la sève ou les sécrétions foliaires des plantes, les colonies bactériennes, les levures, le miellat d'Homoptères ou les fientes d'oiseaux (Prokopy & Roitberg, 1989).

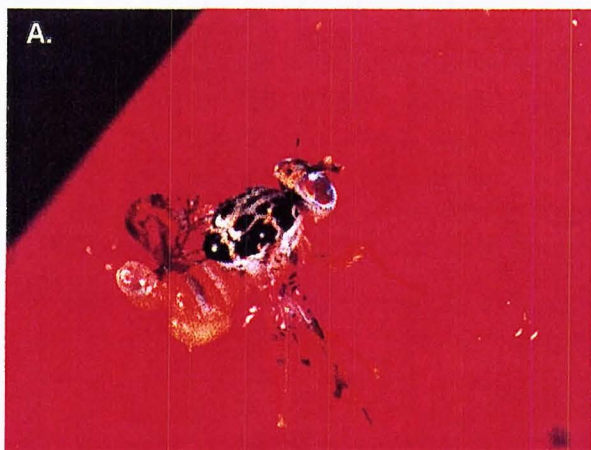


Figure 9. Photo A : mâle de *C. capitata* en appel phéromonal. Photo B : femelle de *C. capitata* (Ph. A. Franck).

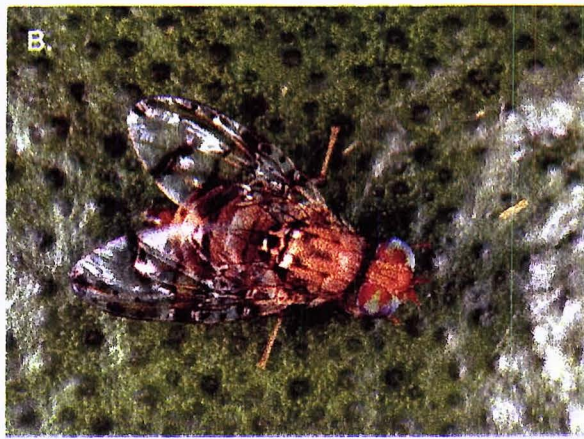


Figure 10. Photo A : mâle de *C. rosa*. Photo B : femelle de *C. rosa* (Ph. D. Vincenot).



Figure 11. Photo A : mâle de *C. catorii* en appel phéromonal. Photo B : femelle de *C. catorii* (Ph. A. Franck).

III- LES TROIS ESPECES ETUDIEES

III.1- CERATITIS CAPITATA (WIEDEMANN, 1824)

III.1.1- Distribution

Ceratitis capitata se rencontre actuellement dans presque toutes les régions tropicales et subtropicales du globe excepté une grande partie de l'Asie et pratiquement tout le Nord américain d'où elle a été éradiquée à diverses reprises (White & Elson-Harris, 1992). Le foyer d'origine de cette espèce a été longtemps sujet à controverses. Des études biomoléculaires récentes en électrophorèse (Malacrida et al., 1992) et en RAPD (Baruffi et al., 1995) ont fortement conforté l'hypothèse d'une origine sub-saharienne.

Elle fut probablement introduite à La Réunion entre 1900 et 1930, en provenance de la France métropolitaine ou de l'île Maurice. Son aire de répartition dans l'île s'étend du littoral jusqu'à une altitude de 1000m (Etienne, 1982) (Fig. 12).

III.1.2- Description

L'adulte, qui mesure 5 à 6 mm, est caractérisé par un thorax noir à bandes de pruinosités argentées ou grises, un abdomen élargi à bandes transversales alternées grises et rousses, des ailes à larges bandes jaunes et un écusson (moitié apicale du scutellum) entièrement noir à l'exception d'une fine bande sinueuse jaunâtre. Les mâles portent deux soies orbitales noires aplaties en lamelles à l'apex, qui aident à les différencier aisément des femelles (Feron, 1962) (Fig. 9).

III.1.3- Plantes-hôtes

L'espèce est particulièrement polyphage avec une gamme connue de plantes-hôtes comprenant plus de 300 espèces végétales (Liquidó et al., 1991). A La Réunion, de nombreuses espèces fruitières cultivées peuvent donc être victimes de ses attaques (agrumes, manguier, pêcher, goyavier, goyavier de Chine, bibassier, annones, avocatier, figuier, kaki, abricotier, pommier, poirier, prunier, vigne, ...), mais également certaines cultures maraîchères (piment, poivron) et le caféier.

En outre, de nombreuses espèces sauvages appartenant à diverses familles peuvent constituer des réservoirs de multiplication (Etienne, 1982; Quilici, 1999).

III.2- CERATITIS ROSA (KARSCH, 1887)

III.2.1- Distribution

C. rosa semble être originaire d'Afrique du Sud (Etienne, 1982), d'où son nom vernaculaire de "mouche du Natal". Elle n'est actuellement connue que dans la partie sud du continent africain (Kenya, Lesotho, Malawi, Mozambique, Afrique du Sud, Tanzanie et Zimbabwe) ainsi que dans les Mascareignes (White & Elson-Harris, 1992; De Meyer & Freidberg, non publié).

Tout d'abord introduite accidentellement à l'île Maurice en 1953 par le transport de fruits provenant d'Afrique du Sud, les échanges continuels entre les deux îles l'auraient amenée à La

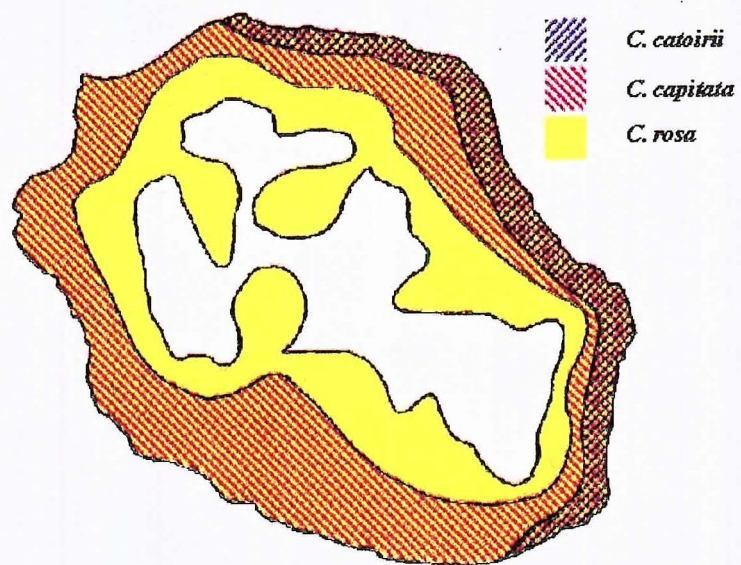


Figure 12. Répartition des trois espèces de *Ceratitis* présentes à La Réunion (d'après Etienne, 1982).

Réunion vers 1955. C'est d'ailleurs à partir des années 1960 que les agriculteurs de l'île ont remarqué des dégâts croissants sur fruits. L'espèce est présente dans pratiquement toutes les zones de l'île, du niveau de la mer jusqu'à une altitude de 1500m.

Etienne (1982), au cours d'études sur les populations de Tephritidae et leurs plantes hôtes, a montré qu'elle était, de loin, l'espèce la plus nuisible à l'arboriculture fruitière réunionnaise. En outre, dans la plupart des zones de l'île où elle est présente, elle tend largement à supplanter *C. capitata*.

III.2.2- Description

Elle possède un écusson muni de bandes longitudinales claires isolant trois taches d'un noir brunâtre. Les tibias médians du mâle sont munis de deux peignes de longues soies noires. Cette caractéristique bien visible à l'œil nu permet la distinction rapide des sexes (White & Elson-Harris, 1992) (Fig. 10).

III.2.3- Plantes-hôtes

Cette espèce très polyphage est susceptible de s'attaquer à une large gamme de fruits-hôtes cultivés ou sauvages. On lui connaît actuellement 56 plantes hôtes à l'île de La Réunion. Parmi les plus importantes on peut citer notamment : *Mangifera indica* (manguier), *Annona reticula* (cœur de bœuf), *A. muricata* (corrosol), *Carissa carandas* (mahakaranda), *Ehretia sp.* (bois malgache), *Calophyllum tacamahaca* (takamaka), *Terminalia catappa* (badamier), *Flacourtia indica* (prune malgache), *Dovyalis hebecarpa* (cerise de Ceylan), *Pithecellobium dulce* (tamarin d'Inde), *Eugenia uniflora* (cerise à côtes), *Psidium cattleyanum* (goyavier de Chine), *P. guajava* (goyave), *Syzygium aqueum* (pomme d'eau), *S. cumini* (jamblong), *S. jambos* (jamrosat), *S. samarangense* (jamalac), *Eriobotrya japonica* (bibace), *Malus domestica* (pommier), *Prunus armeniaca* (abricotier), *P. persica* (pêcher, nectarine), *P. domestica* (prunier), *Coffea arabica* (café), *Citrus paradisi* (pomelo), *C. sinensis* (oranger), *C. reticulata* (mandarinier), *Chrysophyllum carpussum* (chrysophyllum), *C. cainito* (caïmitier), *Manilkara zapota* (sapotillier), *Mimusops elengi* (prune malbar), *Capsicum frutescens* (piment), *Solanum auriculatum* (bringellier marron).

D'autres plantes-hôtes sauvages sont signalées parmi les Cecropaceae, Euphorbiaceae, Flacourtiaceae, Loganiaceae, Myrtaceae, Podocarpaceae, Rubiaceae, Rutaceae et Sapotaceae (Etienne, 1982; Quilici & Franck, 1999).

III.3- CERATITIS CATOIRII GUERIN-MENEVILLE, 1843

III.3.1- Distribution

C. catoirii est une espèce endémique des Mascareignes, d'où son nom commun de "mouche des Mascareignes".

A La Réunion, cette espèce n'est présente que dans la partie humide du littoral de la zone au vent comprise entre St Denis et St Pierre (S. Quilici & A. Franck, comm. pers.).

Peu fréquente en raison d'une forte compétition avec d'autres Tephritidae, elle tendrait à être remplacée par les espèces citées plus haut (Etienne, 1982).

III.3.2- Description

Les mâles sont facilement reconnaissables par la large palette blanche à l'apex des soies orbitales. Les femelles peuvent être différenciées des autres espèces par le dessin jaune caractéristique de l'aile ainsi que par la moitié apicale du scutellum qui est entièrement noire (White & Elson-Harris, 1992) (*Fig. 11*).

III.3.3- Plantes-hôtes

A La Réunion, les récoltes de fruits effectuées pendant 14 ans ont permis d'obtenir cette mouche seulement à partir de cinq espèces de fruits-hôtes : *Psidium cattleianum* (goyavier de Chine), *P. guajava* (goyave), *Eugenia uniflora* (cerise), *Mangifera indica* (mangue) et *Terminalia catappa* (badamier) (Etienne, 1982).



Figure 13. Piégeage sexuel pour la surveillance des populations de *C. rosa* et *C. capitata* en vergers d'agrumes ou de manguiers. L'attractif est une paraphéromone (trimedlure) visant les mâles de ces deux espèces. Une plaquette insecticide (à base de dichlorvos) est ajoutée pour tuer les individus capturés (*Ph. D. Vincenot*).

IV- METHODES DE LUTTE CONTRE LES MOUCHES DES FRUITS

En matière de lutte contre les mouches des fruits, la lutte intégrée est fortement recommandée. En effet, elle est très avantageuse par rapport à la lutte chimique classique qui peut présenter des inconvénients tels que la résistance aux insecticides, d'importants coûts de traitements, une pollution de l'environnement, la présence de résidus de pesticides dans les fruits ou un impact négatif sur la faune auxiliaire.

La forte réponse des adultes de mouches des fruits à certains stimuli visuels et olfactifs favorise l'utilisation de pièges pour la surveillance des populations. Ce sont des bâts de formes et de couleurs spécifiques auxquels peuvent être associés des composés volatils attractifs. La lutte intégrée contre les mouches des fruits associe des techniques de piégeage pour la surveillance des populations à une utilisation raisonnée des insecticides et à certaines mesures prophylactiques (Quilici & Franck, 1999).

IV.1- SYSTEMES DE PIEGEAGE

L'installation de pièges en verger peut se faire avec deux objectifs bien distincts :

- un piégeage de surveillance qui permet de connaître le moment où il est nécessaire de traiter chimiquement (dès qu'un seuil d'intervention est franchi),
- un piégeage de masse dans le but de réduire la population locale de mouches.

Il existe plusieurs types de pièges :

- les pièges de type McPhail : pièges alimentaires associant en règle générale la couleur jaune à un attractif alimentaire en solution comme le "Dome Trap" (Agrisense, UK),
- les pièges de type Nadel : pièges à sec à l'intérieur desquels est fixé un diffuseur de paraphéromone agrémenté d'une plaquette insecticide, le plus souvent à base de dichlorvos (DDVP), comme le "Dri-Fly Trap" (Agrisense, UK) ou le piège "AddiSCIRAD" (Quilici, 1993) (Fig. 13),
- les pièges englués : plaque rectangulaire jaune ou sphère associée à une couleur de ponte spécifique d'un Tephritidae, recouverte d'une colle spéciale.

Actuellement, le piégeage est seulement vulgarisé comme méthode de surveillance.

IV.2- LE TRAITEMENT PAR TACHES

Le traitement par taches consiste en la pulvérisation d'un mélange attractif-insecticide sur une partie de la culture. On réalise un mélange selon les doses (pour 100 L d'eau) : 2 L de Buminal (Bayer) (hydrolysât de prtoteïne) + 275 g de fenthion (p. ex. : 0,5 L de Lebaycid liquide (Bayer)) ou + 500 g de malathion (p. ex. : 1 L de Malyphos50EL (Sipcam-

Phyteurop)). Le mélange est pulvérisé sur un arbre sur deux, à raison d'environ 0,2 L par arbre traité (Quilici & Franck, 1999).

A La Réunion Cette méthode est préconisée depuis une dizaine d'années en vergers d'agrumes et de manguiers. Elle est actuellement vulgarisée par le Service de la Protection des Végétaux (SPV) et la Chambre d'Agriculture dans le cadre des Mesures Agri-Environnementales.

IV.3- LES MESURES PROPHYLACTIQUES

Certaines pratiques culturales s'avèrent aussi être de bons moyens de prévention, voire de lutte contre les mouches des fruits. Parmi celles-ci, on peut citer la taille, le labourage, l'irrigation, la destruction des fruits tombés ... (Quilici et Franck, 1999).

IV.4- LA LUTTE BIOLOGIQUE

La lutte biologique contre les mouches des fruits consiste en des lâchers d'hyménoptères parasitoïdes (Quilici, 1989). Depuis 1995, des lâchers d'un Braconidae (*Diachasmimorpha tryoni* (Cameron)) sont effectués par le CIRAD-Réunion, en vue de l'acclimatation de cet auxiliaire pour limiter les populations de *C. capitata* dans les zones de plantes-hôtes sauvages.

IV.5- LA LUTTE AUTOCIDE

Cette méthode, qui consiste en des lâchers de mâles stériles, semble très efficace pour diminuer ou éradiquer les populations de *C. capitata*. Plusieurs usines, comme au Guatemala, au Mexique ou en Argentine produisent en masse des mâles stériles de cette espèce. La mise en place d'une production de mâles stériles de *C. rosa* est en projet en Afrique du Sud.

V- RELATION ENTRE TEMPERATURE ET DEVELOPPEMENT CHEZ LES INSECTES

Il est reconnu depuis longtemps que la température constitue le facteur le plus déterminant du développement des stades immatures et de la maturation des adultes chez la plupart des insectes.

De nombreuses études ont été réalisées pour déterminer les relations température-taux de développement chez les mouches des fruits, dans le but d'optimiser les élevages de masse en conditions constantes et mieux comprendre et prévoir la dynamique des populations au champ notamment par l'utilisation de modèles informatiques.

V.1- MODELES

V.1.1- Modèles linéaires

La méthode la plus communément utilisée pour prévoir le taux de développement de différents stades est le modèle des sommes de températures. Cette approche est basée sur l'hypothèse qu'au-dessus d'une certaine température-seuil de développement, la relation entre température et taux de développement est linéaire. Ainsi un nombre constant d'unités de température (généralement exprimé en degrés-jours) au-dessus de ce seuil est nécessaire pour compléter le développement (Wagner *et al.*, 1984; Fletcher, 1989).

Pour établir cette relation, la durée de développement des différents stades (i.e. le temps requis pour qu'au moins 50% des individus accomplissent leur développement) est déterminée pour une série de températures constantes au laboratoire. Le taux de développement (100/temps de développement) est ensuite calculé pour chaque température. La température-seuil de développement, t (la température au-dessous de laquelle le développement est nul) est alors déterminée par extrapolation. La constante K (le nombre de degrés-jours au-dessus de la température seuil requis pour compléter le développement), est calculée à partir de l'équation de régression, en utilisant la relation $y = K / (x - t)$ (Fletcher, 1989).

Quand le modèle des sommes de températures est utilisé pour calculer les temps de développement dans le cas de températures journalières fluctuantes, le nombre de degrés-jours par jours (D°) peut être déterminé par la formule $((T_{max} + T_{min})/2) - t$ si la température minimale (T_{min}) reste au-dessus de la température-seuil de développement. Dans d'autres cas, un relevé de température par heure ou une méthode de reconstruction pour obtenir des données de températures journalières appropriées entre T_{max} et T_{min} seront nécessaires pour calculer les temps de développement à l'aide de modèles informatiques.

Bien que Davidson (1944) ait montré le premier que la courbe taux de développement - température obtenue à partir de températures constantes est sigmoïde plutôt que linéaire, le modèle des sommes de températures a prouvé qu'il était suffisamment précis pour prévoir les temps de développement au champ, particulièrement quand les températures restent dans une gamme favorable au développement (Fletcher, 1989).

Cependant, des problèmes peuvent se poser dans la prévision des taux de développement pour les périodes de l'année où la température moyenne se situe autour de la température-seuil de développement ou lorsqu'elle passe au-dessus du niveau optimal de développement. En effet la relation température - taux de développement dévie le plus de la linéarité aux abords des températures extrêmes. De plus, bien que la gamme de températures constantes dans laquelle

le développement peut se réaliser soit limitée par les seuils létaux inférieurs et supérieurs, la plupart des stades immatures peuvent survivre et se développer pendant de courtes périodes au-delà de ces seuils.

Ce problème est particulièrement important dans la prévision de la vitesse de maturation ovarienne des femelles car les adultes peuvent souvent survivre pendant de longues périodes alors que les températures sont proches des seuils de maturation. Dans de telles situations, la maturation ovarienne n'est pas simplement bloquée mais peut régresser par résorption des oocytes en développement. Dans ce cas, le modèle des sommes de températures, et par conséquent n'importe quel modèle qui relie une vitesse de maturation à la température par un simple procédé d'addition, s'avère inapproprié (Fletcher, 1989).

V.1.2- Modèles non linéaires

En raison des approximations inhérentes aux modèles linéaires et des cas particuliers à proximité des minima et maxima létaux, des modèles non linéaires ont été utilisés pour décrire les durées de développement (Messenger & Flitters, 1958). Cette approche a été facilitée par la disponibilité croissante de calculateurs programmables qui allègent les calculs nécessaires aux chargements des modèles non-linéaires.

Pendant longtemps, la fonction non linéaire la plus communément utilisée a été l'équation logistique ou courbe sigmoïde. Cependant, celle-ci possède le même inconvénient majeur que les modèles linéaires car elle décrit mal la relation du taux de développement autour du seuil supérieur de température.

Aussi des fonctions polynomiales ont-elles été utilisées pour décrire l'ensemble de la relation température-taux de développement. Elles permettent de prédire les temps de développement par un algorithme, qui somme les pourcentages de développement calculés grâce à une série d'intervalles de temps très petits, jusqu'à ce que 100% du développement pour le stade considéré soit atteint (Fletcher, 1989).

V.2- RESULTATS D'ETUDES ANTERIEURES

V.2.1- Stades immatures

A Hawaii, Messenger & Flitters (1958) ont étudié les effets d'une série de températures sur la survie et la durée de développement du stade œuf de *C. capitata*. Ils ont observé que la relation entre le taux de développement et la température était sigmoïde plutôt que linéaire et que le taux diminuait au-dessus de 32°C. Par l'ajustement d'une régression linéaire aux valeurs médianes, ils ont montré que la température-seuil de développement était de 11,7°C et la constante thermique de 25,74 °j. Des comparaisons de taux de développement à températures constantes et fluctuantes montrent en outre que la relation n'est bonne que dans la zone médiane. Par ailleurs, en conditions fluctuantes avec des températures moyennes appartenant à la zone médiane, le temps de développement est accéléré et à températures moyennes au-dessus de la zone médiane le taux de développement décroît de la même façon qu'à température constante. Plus la fluctuation de température est importante et plus le développement se trouve accéléré.

Tassan et al. (1983) ont établi le seuil minimum de développement et la constante thermique pour l'ensemble "stades embryonnaire et larvaire" et pour le stade pupa afin de prédire la

phénologie de *C. capitata* dans différentes régions de Californie. Le développement des "œufs et larves" requiert 142,8 °j au-dessus de 9,7°C (en utilisant la température de l'air) et celui de la pupa 182,4 °j au-dessus de 9,7°C (en utilisant la température de sol à 2,5 cm de profondeur).

Utilisant le seuil de développement de 13,6°C déterminé expérimentalement par Messenger et Flitters (1958), Vargas et al. (1984) ont établi que la constante thermique pour les œufs, larves et pupes était respectivement de 27,5; 117,4 et 233,9 °j, en utilisant le temps mis pour que 50% des individus complètent chaque stade à 25°C.

Delrio et al. (1986) ont obtenu $K = 35,7$ °j et $t = 9,6$ °C pour le stade œuf de *C. capitata* en utilisant le modèle de sommation thermique. La mortalité des œufs aux différentes températures suit une courbe parabolique avec la plus faible mortalité comprise entre 16,5-31,5°C et 100% de mortalité en dessous de 10°C et au-dessus de 38°C.

Dans une autre étude, Croveti et al. (1986) ont étudié la relation température-taux de développement des pupes de *C. capitata* en conditions constantes. Comme pour les œufs, ils constatent que la courbe sigmoïde donne un meilleur ajustement à l'ensemble des données, mais le seuil minimum de développement prédit par la régression linéaire est plus proche de la valeur observée. En utilisant la régression linéaire, la constante thermique et le seuil minimum de développement ont été calculés comme 195,3 °j au-dessus de 6,4°C. Le développement de la pupa jusqu'à l'émergence a lieu entre 12 et 33°C, et comme pour les œufs, la courbe de mortalité est parabolique. Cependant, la gamme de température la plus favorable avec moins de 10% de mortalité (21-24°C) est plus étroite que dans le cas des œufs.

Aucun travail complet n'a encore été effectué sur la biologie de *C. rosa*. On dispose toutefois de deux travaux de stage qui ont porté sur la durée de développement de *C. rosa* à différentes températures.

Tandis que Becker (1991) a trouvé 39,9 °j au-dessus de 9,7°C pour le stade œuf, Bonhomme (1992) a calculé respectivement pour les œufs et les pupes 32,8 °j au-dessus de 11,1°C et 141,5 °j au-dessus de 12,6°C, les résultats obtenus pour les larves ne permettant pas d'aboutir à la constante thermique et au zéro de développement.

Enfin, aucune étude n'a été réalisée à ce jour sur le développement pré-imaginal de *C. catoirii*.

V.2.2 - Maturation des ovaires

Malgré la nécessité d'établir une relation température - taux de maturation des femelles pour prédire les temps de générations, assez peu d'études détaillées ont été réalisées sur la relation entre la température et la maturation des œufs chez les Tephritidae.

Tassan et al. (1983) calculent une constante thermique de 44,2 °j au-dessus d'un seuil de 16,6°C pour la période de pré-oviposition de *C. capitata*.

Des études sur la pré-oviposition ont été conduites chez d'autres Tephritidae notamment *Rhagoletis pomonella* (Kasana & Aliniaze, 1994) et *Neoceratitis cyanescens* (Brévault & Quilici, 2000).

Pour *C. rosa* et *C. catoirii*, il n'existe pas d'études à ce jour montrant la relation entre la température et la maturation des femelles.

V.2.3- Autres facteurs influant sur le taux de développement

Outre la température, un certain nombre d'autres facteurs peuvent avoir une influence sur les taux de développements des stades immatures. Pour le cas des œufs par exemple, Tsitsipis & Abatzis (1980) ont observé que chez *Dacus oleae* le temps de développement à 20°C pouvait augmenter de 84,3h à 101,6h lorsque l'humidité relative passe de 100 à 75%.

La durée du stade larvaire peut en outre être affectée par la nature de l'hôte. Carey (1984) a montré que le temps de développement larvaire de *C. capitata* à 25°C peut passer d'environ une semaine sur un hôte favorable tel que la mangue (*Mangifera indica*) à plus de trois semaines sur le coing (*Cydonia oblonga*). Le stade nymphal est également prolongé d'une journée ou deux lorsque les larves sont élevées sur les hôtes les moins favorables.

Le taux de maturation des ovaires peut être affecté par différents facteurs. Par exemple un régime carencé en protéines pourrait réduire la production d'œufs de *C. capitata* (Cangussu & Zucoloto, 1992). Il a été montré aussi que la présence de la plante hôte pouvait avoir une influence sur la maturation ovarienne. La présence d'olives ou de feuilles de céleri stimule la production ovarienne chez *Bactrocera oleae* (Fletcher & Kapatso, 1983; Koveos & Tzanakakis, 1990) et *Philophylla heraclei* (Leroi, 1975), respectivement.

Le fruit-hôtes des larves et pour les expériences en laboratoire, le nombre d'individus par cage ou la présence de mâles peuvent également influencer la maturation ovarienne (Pritchard, 1970).

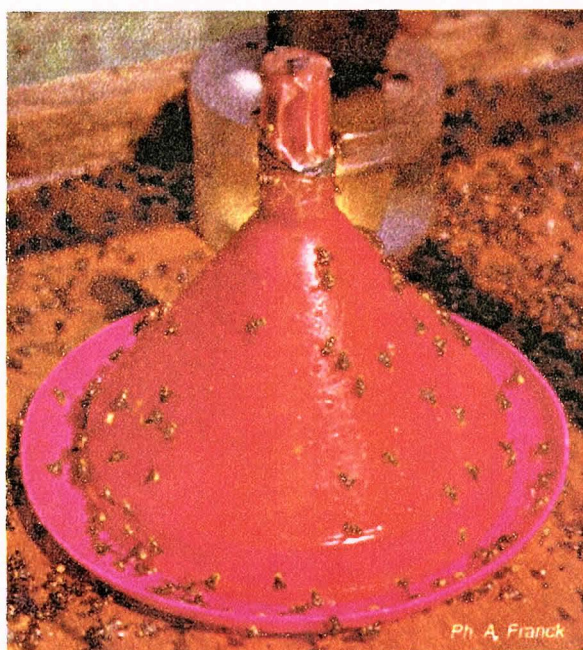
VI- OBJECTIFS DE L'ETUDE

Cette étude vise à préciser l'influence de la température sur la durée du développement et la survie des stades pré-imaginaux des 3 espèces de *Ceratitis* nuisibles aux cultures fruitières à La Réunion : *Ceratitis (Ceratitis) capitata* (Wiedemann), *Ceratitis (Pterandrus) rosa* (Karsch) et *Ceratitis (Ceratitis) catoirii* Guérin-Mèneville.

L'étude est conduite dans une gamme de températures constantes allant de 15 à 35°C. Outre les stades pré-imaginaux, on s'intéressera également à la phase de pré-oviposition des femelles afin d'obtenir des données sur l'ensemble du cycle, de l'œuf à l'œuf.

DEUXIEME PARTIE

MATERIEL ET METHODES



Ph. A. Franck

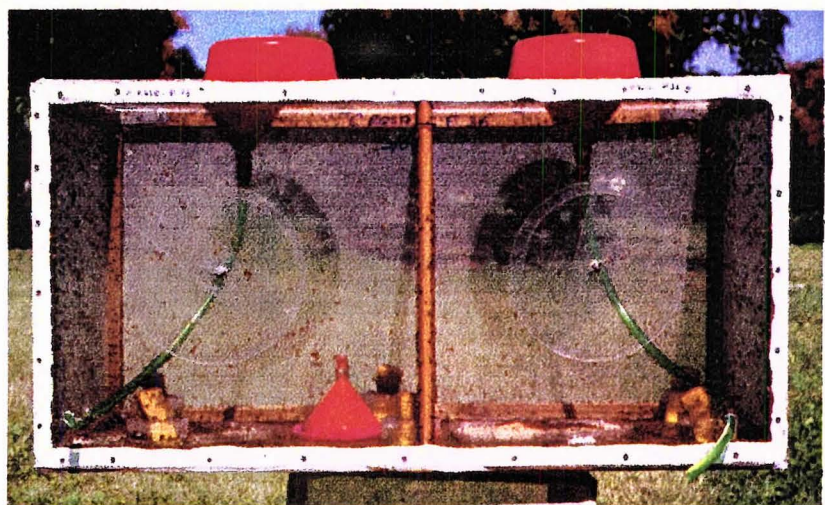


Figure 14. Cage d'élevage avec systèmes de "pondeurs" pour la récupération des œufs des *Ceratit*s spp. (Ph. A. Franck).

Tableau II. Composition des milieux larvaires pour *Ceratit*s capitata et *Ceratit*s rosa (d'après Etienne, 1973).

<i>C. capitata</i>			<i>C. rosa</i>		
	Milieu 1	Milieu 2		Milieu 1	Milieu 2
Poudre de carotte déshydratée	56 g		Poudre de carotte déshydratée	50 g	12,5 g
Levure de bière	52 g	75 g	Levure de bière	25 g	31,25 g
Sucre		150 g	Sucre		50 g
Pomme de terre déshydratée	90 g		Pomme de terre déshydratée		12,5 g
Eau + Nipagine + Benzoate	450 ml	500 ml	Eau + Nipagine + Benzoate	500 ml	500 ml
HCl à 16,5 p. mille	20 ml	20 ml	HCl à 16,5 p. mille		15 ml
			Agar	5 g	
			Germe de blé		25 g

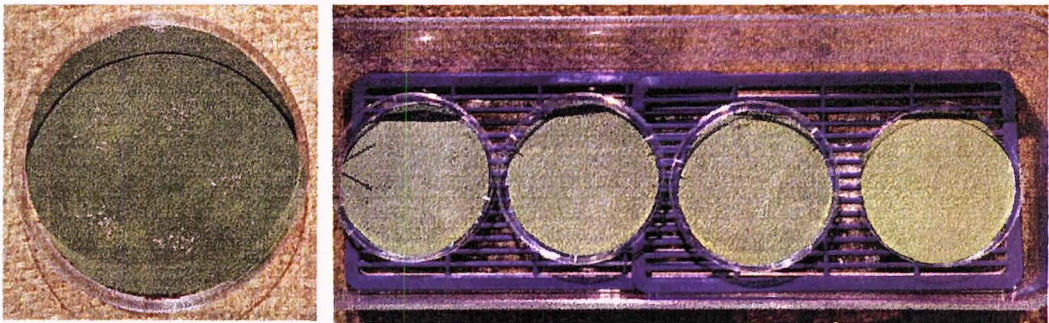


Figure 15. Matériel utilisé pour l'étude du développement des œufs des *Ceratit*s spp. (Ph. A. Franck).

I- MATERIEL BIOLOGIQUE

Les lots de mouches utilisées sont élevés au laboratoire de Bassin-Plat à température et humidité ambiantes.

Les adultes sont réunis dans une grande cage en Plexiglas (50 x 50 x 60 cm) comportant deux pondoires sur la face supérieure et un à l'intérieur de la cage (entonnoirs rouges percés de trous) (Fig. 14). L'alimentation est constituée de sucre de canne et d'hydrolysât enzymatique de levure de bière (ICN Biomedicals, USA). L'eau est contenue dans un récipient dont le couvercle est percé et traversé par un morceau d'éponge.

Les œufs sont collectés tous les jours et déposés sur un milieu nutritif N°1. Lorsque les larves ont effectué une partie de leur développement, elles sont passées sur un milieu nutritif N°2 (Tab. II) (N.B.: *C. catovirii* est élevée sur les mêmes milieux que *C. rosa*). En fin de troisième stade larvaire, les larves sautent et effectuent leur pupaison dans des boîtes prévues à cet effet. Le sable est ensuite tamisé afin de récupérer les pupes.

II- METHODES D'EXPERIMENTATION ET D'ANALYSE

L'étude a été conduite à partir de mouches d'élevage de génération comprise entre 23 et 27 pour *C. rosa* et entre 4 et 6 pour *C. catovirii*. Le nombre de générations de l'élevage de *C. capitata* n'est pas connu avec précision mais devrait se situer autour de 50.

Le temps requis pour qu'au moins 50% des individus d'un stade donné complètent leur développement est déterminé aux températures constantes suivantes ($\pm 1^\circ\text{C}$) : 15, 20, 25, 30 et 35°C .

Les essais sont conduits en étuves thermo-régulées (Luminincube II, Analis et MLR-350, Sanyo), où règnent une photopériode L12 : D12 avec une intensité lumineuse de 2000 lux $\pm 15\%$ et une humidité relative de $80 \pm 10\%$. Ces conditions sont quotidiennement vérifiées à l'aide d'un thermo-hygrographe (Jules Richard Instruments), d'un thermomètre à mercure et d'un luxmètre (LT-Lutron LX-105).

Stade embryonnaire

Les œufs sont collectés à l'aide d'un pondeur artificiel constitué d'un entonnoir en plastique rouge (percé de petits trous permettant aux femelles d'y insérer leur ovipositeur) muni d'une éponge humide et d'une source d'odeur stimulant la ponte (ex : quartier d'orange). Pour la collecte des œufs, le pondeur artificiel est placé dans la cage d'élevage pendant une période de 2 heures.

On place 100 œufs collectés au hasard à l'aide d'un pinceau fin, sur un papier buvard sombre imbibé d'une solution de nipagine/benzoate de soude (2g+2g/L), placé dans une boîte de Pétri de 9 cm de diamètre. Ces boîtes de Pétri sont ensuite installées sur des grilles dans des boîtes rectangulaires fermées (dimensions : 40 x 15 x 8 cm) contenant de l'eau afin de conserver une hygrométrie suffisante à l'intérieur (Fig. 15).

Les œufs sont inspectés toutes les 2 heures sous la loupe binoculaire, afin de déterminer le moment de leur éclosion. On effectue 4 répétitions pour chaque essai.

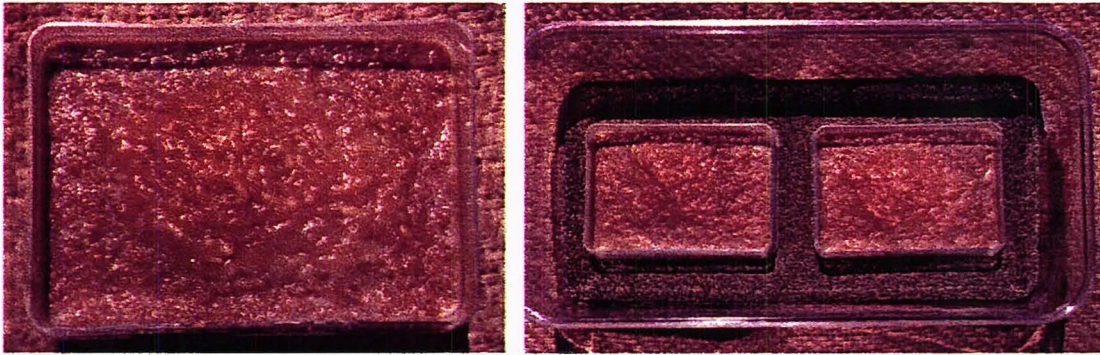


Figure 16. Matériel utilisé pour l'étude du développement des larves des *Ceratitis* spp. (Ph. A. Franck).

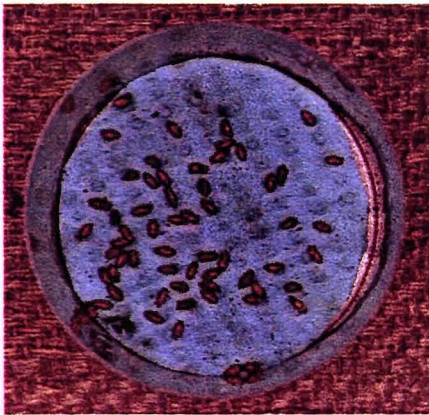


Figure 17. Matériel utilisé pour l'étude du développement des pupes des *Ceratitis* spp. (Ph. A. Franck).

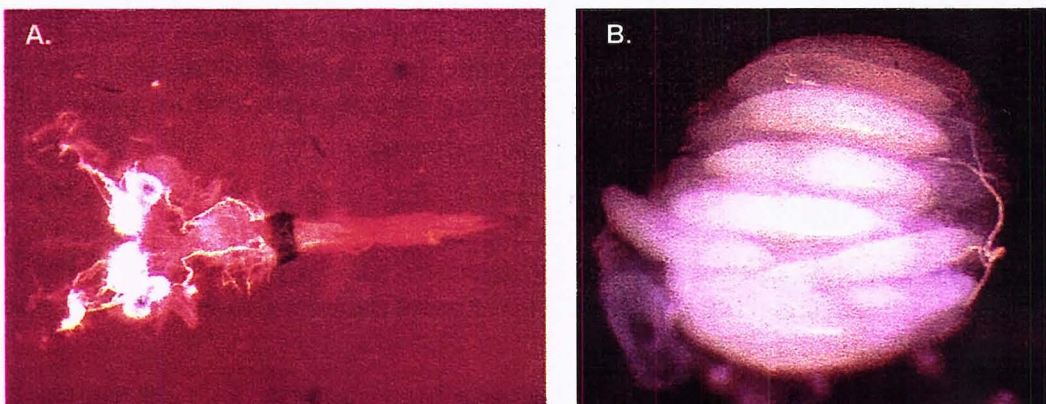


Figure 18. Photo A : appareil génital d'une femelle immature de *Ceratitis rosa*; on distingue nettement l'ovipositeur, l'oviducte, les deux ovaires et les deux spermathèques. Photo B : œufs de *C. rosa* à différents stades de développement (Ph. A. Franck).

Stades larvaires

Les jeunes larves (L1) sont collectées juste après l'éclosion de l'œuf, à l'aide d'un pinceau fin. Le prélèvement des jeunes larves s'effectue au cours d'une période de 2 heures.

On place ainsi 100 jeunes larves collectées au hasard, dans une petite boîte rectangulaire (dimensions : 6 x 9 x 2 cm) contenant le milieu larvaire N°1 adapté à chaque espèce. On effectue 4 répétitions pour chaque essai. Au bout de quelques jours, les larves plus âgées sont ensuite transférées dans une boîte contenant du milieu N°2 et du son, elle-même placée dans une cuvette plastique dont le fond est garni d'une couche de sable (sec pour *C. capitata* ; humidifié pour *C. rosa* et *C. catoirii*) (Fig. 16).

En fin de développement larvaire, le sable des cuvettes est tamisé soigneusement et délicatement 3 fois par jour (à 7h, 13h et 19h), afin de prélever les jeunes pupes juste après leur formation. Après tamisage, on relève le nombre de larves (ayant sautées mais non encore empupées), qui sont replacées dans une boîte avec du sable jusqu'à leur pupaison, et le nombre de pupes nouvellement formées, qui sont collectées. On note pour chaque lot l'intervalle de temps au cours duquel a lieu la pupaison.

Chaque lot prélevé à un intervalle de temps donné est ensuite conservé individuellement afin de déterminer le sexe de l'adulte et d'observer ainsi l'éventuelle différence de durée de développement larvaire entre les mâles et les femelles.

Stade nymphal

Les jeunes pupes sont collectées par tamisage doux juste après leur formation. Le prélèvement des jeunes pupes s'effectue au cours d'une période de 2 heures.

On place 100 jeunes pupes collectées au hasard, dans une petite boîte cylindrique (dimensions : 8 cm x 5cm) contenant du Chamex légèrement humidifié (Fig. 17). On effectue 4 répétitions pour chaque essai.

En fin de développement pupal, les émergences sont observées 3 fois par jour (à 7h, 13h et 19h), en déterminant pour chacune d'elles l'intervalle de temps au cours duquel a eu lieu l'émergence. Le sexe des adultes est déterminé afin d'observer une éventuelle différence de durée de développement pupal entre les mâles et les femelles.

Maturation ovarienne

Pour chacune des températures d'étude, on place dans une cage (dimensions : 30x30x30cm) 300 mouches (150 mâles + 150 femelles) récemment émergées (âge inférieur à 4h). L'alimentation est composée de sucre de canne cristallisé, d'hydrolysât enzymatique de levure de bière et d'eau. Trois lots de 10 femelles sont disséqués quotidiennement pour vérifier la présence ou l'absence d'œufs matures dans les ovaires.

Chaque femelle est disséquée sous loupe binoculaire, l'appareil génital étant extrait après incision de l'abdomen juste au-dessus de l'ovipositeur. Le stade de développement ovarien est déterminé en se basant sur l'observation du follicule le plus avancé, en utilisant la grille de notation, définie par Tzanakakis & Koveos (1986) (Fig. 18) :

- classe 1 : prévitellogénèse,
- classe 2 : début de vitellogénèse (le vitellus occupe moins de la moitié du futur ovocyte),

- classe 3 : fin de vitellogenèse (le vitellus occupe plus de la moitié du futur ovocyte),
- classe 4 : maturité (observation de 0 à 25 œufs),
- classe 5 : maturité (observation de plus de 50 œufs).

Modèle des sommes de températures

La méthode de calcul de la constante thermique et de la température seuil de développement a été détaillée précédemment (cf. Première partie p. 13).

Par ailleurs, nous déterminerons pour chaque stade l'étendue du temps de développement (Etendue = max[temps de développement] - min[temps de développement], i.e., le laps de temps entre la première et la dernière éclosion, entre la première et la dernière pupaison ou entre la première et la dernière émergence).

Taux de survie

Le taux de survie des différents stades est déterminé en divisant le nombre d'individus en vie à la fin d'un stade donné par le nombre d'individus initial. Ainsi, le nombre final d'adultes obtenus à partir d'un lot de 100 œufs est calculé comme le produit des taux de survie des différents stades depuis l'œuf jusqu'à l'adulte. Par ailleurs, le taux de mortalité instantané ($= -\ln [\text{taux de survie}] / \text{temps de développement}$) est calculé (van Rijn *et al.*, 1995).

Analyses statistiques

Les tests de développement sont répétés 4 fois pour chaque stade immature. Les données sont analysées selon un dispositif en blocs randomisés, en considérant les répétitions comme de multiples observations pour chaque température étudiée. Des analyses de la variance (ANOVA) sont réalisées pour analyser les effets des traitements sur les paramètres mesurés. Les moyennes sont ensuite comparées lorsque nécessaire par un test de Student Newman-Keuls ($P = 0.05$) (StatSoft-France, 1997).

TROISIEME PARTIE

RESULTATS



Tableau III. Temps de développement des différents stades chez *C. capitata* à une série de températures constantes (n = 4 répétitions pour le développement embryonnaire, larvaire ou nymphal; n = 1 répétition pour la maturation ovarienne des femelles).

Temp. (°C)	Développement des œufs			Développement des larves			Développement des nymphes			Maturation des ovaires	Total
	Moyenne (h)	Etendue (h)	C.V. (%)	Moyenne (j)	Etendue (j)	C.V. (%)	Moyenne (j)	Etendue (j)	C.V. (%)	(j)	(j)
15	187 ± 8 a	94 a	50 b	21 ± 0.4 a	5 a	24 a	35 ± 0.4 a	3 a	9 b	19	83
20	84 ± 3 b	51 b	61 a	8 ± 0.1 b	2 b	29 a	17 ± 0.6 b	3 a	16 a	7	36
25	49 ± 1 c	12 c	25 d	6 ± 0.1 d	2 b	27 a	10 ± 0.1 c	1 b	10 b	5	23
30	37 ± 1 d	13 c	37 c	5 ± 0.1 e	1 b	28 a	8 ± 0.1 d	1 b	7 c	4	19
35	Pas d'éclosion			7 ± 0.4 c	2 b	31 a	Pas d'émergence			-	-

Etendue moyenne = max[temps de développement] - min[temps de développement], (le laps de temps entre la première et la dernière éclosion d'œuf, entre la première et la dernière pupaison ou entre la première et la dernière émergence d'adulte).
Coefficient de variation moyen, C.V. = [100 x étendue] / [temps de développement].

Les moyennes suivies de lettres différentes dans la même colonne sont significativement différentes (ANOVA et test de Student Newman-Keuls, P < 0.05).

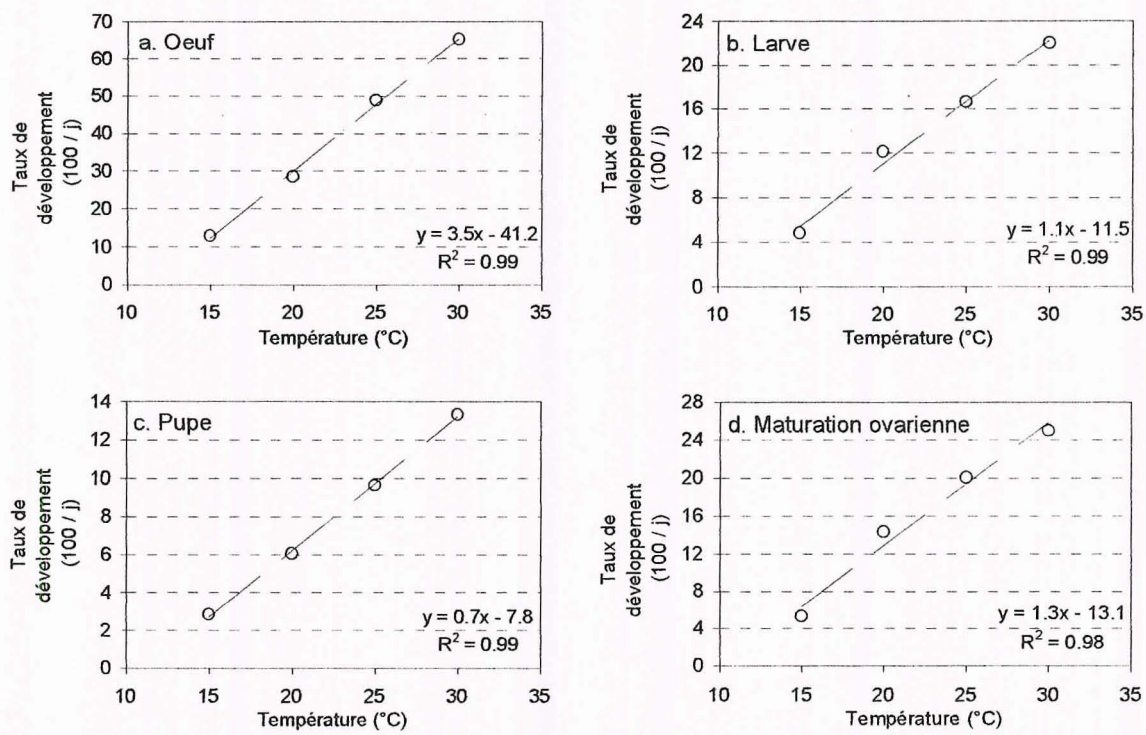


Figure 20. Relation entre température et taux de développement (100 / j) pour les différents stades immatures chez *C. capitata* : (a) œuf, (b) larve, (c) pupa et (d) maturation ovarienne des femelles.

I- INFLUENCE DE LA TEMPERATURE SUR CHAQUE ESPECE

I.1- CERATITIS CAPITATA

Taux et temps de développement

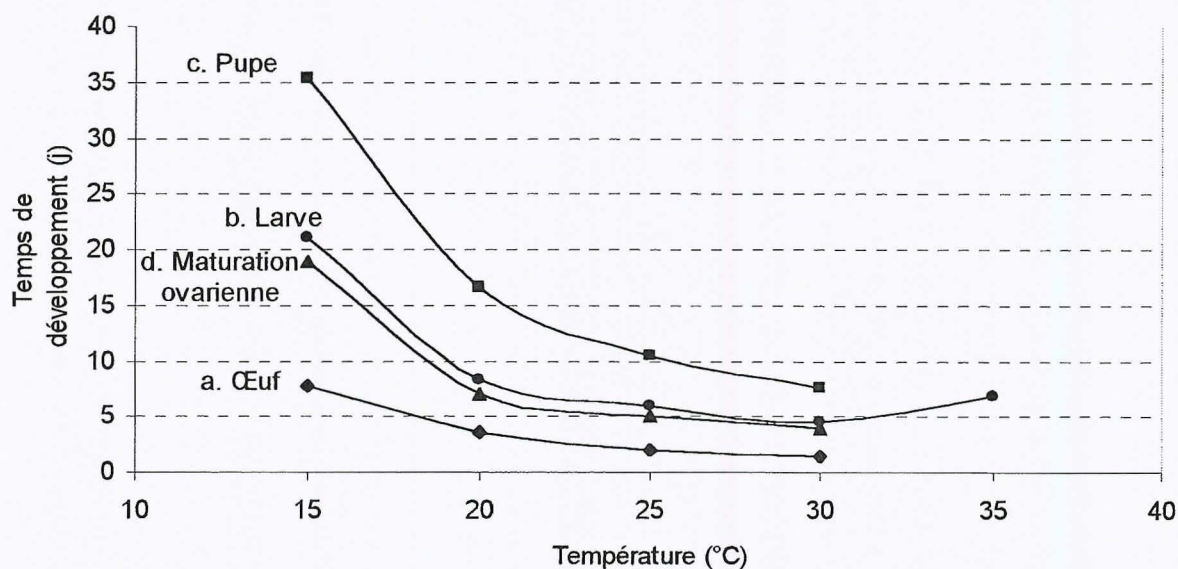


Figure 19. Relation entre température et temps de développement pour les différents stades chez *C. capitata* : (a) œuf, (b) larve, (c) pupa et (d) maturation ovarienne des femelles.

De 15 à 30°C, quel que soit le stade étudié, le temps de développement diminue avec l'augmentation de température (Tab. III). Au-dessus de cette gamme de température, à 35°C, cette relation n'est plus valable. Le temps de développement des larves à 35°C est plus élevé qu'à 25 et 30°C. (Fig. 19). Par ailleurs, il n'y a pas d'émergence des nymphes, ni d'éclosion des œufs à 35°C.

Le temps de développement le plus long est observé pour le stade nymphal, suivi par l'ensemble des stades larvaires et le stade œuf, quelle que soit la température ($F = 12.8$, $dl = 2$, $P < 0.01$).

Pour chaque stade, l'étendue du temps de développement la plus longue se situe aux basses températures : 15°C pour le développement des œufs et des larves, 15 et 20°C pour le développement des pupes.

Cependant, l'hypothèse selon laquelle plus le temps de développement d'un stade donné est long, plus l'étendue est importante n'est pas vérifiée. En effet, le coefficient de variation (C.V.) de l'étendue du temps de développement des stades embryonnaires et nymphal varie avec la température. Le C.V. de l'étendue le plus élevé est enregistré à 20°C pour les œufs comme pour les pupes. D'un autre côté, le C.V. de l'étendue du développement larvaire ne varie pas avec la température.

A 35°C, il n'y a pas eu de maturation des ovaires. A cette température, la durée de vie des adultes a été très faible (inférieure à 15 jours) et aucune femelle disséquée durant cette période n'était parvenue à maturité.

Tableau IV. Survie et mortalité instantanée des différents stades immatures chez *C. capitata* (n = 4 répétitions).

Temp. (°C)	Survie des œufs			Survie des larves			Survie des nymphes			Adultes émergés pour 100 œufs
	Moyenne (%)	MI		Moyenne (%)	MI		Moyenne (%)	MI		
15	92 ± 5	ab	0.01	89 ± 7	ab	0.01	84 ± 9	b	0.01	68
20	81 ± 2	c	0.06	85 ± 10	b	0.02	95 ± 1	a	0.01	65
25	96 ± 2	a	0.02	96 ± 2	ab	0.01	79 ± 6	b	0.02	72
30	88 ± 4	b	0.08	98 ± 3	a	0.01	79 ± 6	b	0.03	68
35	0	d	-	5 ± 3	c	0.43	0	c	-	0

MI : taux de mortalité instantané (= - ln [survie] / temps de développement).

Les moyennes suivies de lettres différentes dans la même colonne sont significativement différentes (ANOVA et test de Student Newman-Keuls, $P < 0.05$).

Tableau V. Temps de développement des différents stades chez *C. rosa* à une série de températures constantes (n = 4 répétitions pour le développement embryonnaire, larvaire ou nymphal; n = 1 répétition pour la maturation ovarienne des femelles).

Temp. (°C)	Développement des œufs			Développement des larves			Développement des nymphes			Maturation des ovaires	Total
	Moyenne (h)	Etendue (h)	C.V. (%)	Moyenne (j)	Etendue (j)	C.V. (%)	Moyenne (j)	Etendue (j)	C.V. (%)	Moyenne (j)	(j)
15	184 ± 9 a	90 a	49 b	23 ± 0.6 a	7 b	29 c	35 ± 0.6 a	4 a	10 b	-	0
20	80 ± 1 b	48 b	60 a	11 ± 0.1 b	4 c	38 b	16 ± 0.2 b	3 ab	15 b	14	44
25	52 ± 1 c	10 c	19 d	10 ± 0.6 b	8 a	77 a	11 ± 0.2 c	2 b	16 b	9	32
30	44 ± 1 d	16 c	35 c	9 ± 0.1 c	6 b	76 a	8 ± 0.1 d	2 ab	31 a	8	27
35	Pas d'éclosion			Pas de pupaison			Pas d'émergence				

Etendue moyenne = max[temps de développement] - min[temps de développement], (le laps de temps entre la première et la dernière éclosion d'œuf, entre la première et la dernière pupaison ou entre la première et la dernière émergence d'adulte).

Coefficient de variation moyen, C.V. = $[100 \times \text{étendue}] / [\text{temps de développement}]$.

Les moyennes suivies de lettres différentes dans la même colonne sont significativement différentes (ANOVA et test de Student Newman-Keuls, $P < 0.05$).

Dans la gamme de température allant de 15 à 30°C, un modèle linéaire de relation entre température et développement est établi (Fig. 20). Pour chaque stade, une forte relation linéaire est observée entre température et taux de développement ou de maturation ($R^2 \geq 0.98$). La température en dessous de laquelle le développement est nul est calculée grâce à l'équation de régression pour chaque stade. Les températures-seuils de 11.6, 10.2, 11.2 et 10.1°C pour les œufs, les larves, les pupes et la maturation ovarienne, respectivement, ont été déterminées. La constante thermique en degrés-jours est de 28.1, 88.8, 142.7, 77.0 et 336.6 °j, respectivement, pour les œufs, les larves, les pupes, la maturation ovarienne et le développement total.

Taux de survie

Pour tous les stades de développement, le taux de survie varie significativement avec la température ($F = 314.4$, $dl = 4$, $P < 0.01$) (Tab. IV). Les plus fortes mortalités sont relevées à 35°C quel que soit le stade. A 15°C, la survie aux différents stades est peu affectée, surtout si on prend en compte le taux de mortalité instantané : la mortalité est faible par rapport à la durée de développement.

Globalement, le taux de survie ne diffère pas d'un stade à l'autre ($F = 0.2$, $dl = 2$, $P = 0.81$).

Enfin, le nombre d'adultes obtenus à partir d'un lot de 100 œufs atteint un maximum à 25°C.

I.2- CERATITIS ROSA

Taux et temps de développement

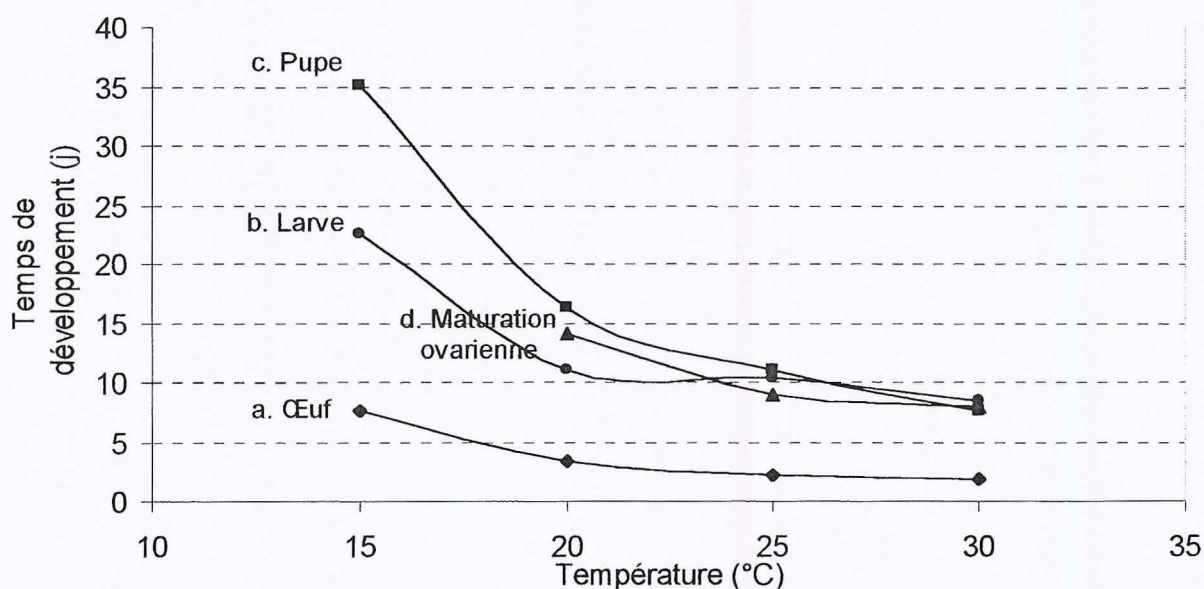


Figure 21. Relation entre température et temps de développement pour les différents stades chez *C. rosa* : (a) œuf, (b) larve, (c) pupa et (d) maturation ovarienne des femelles.

De 15 à 30°C, le temps de développement diminue avec la température pour tous les stades (Tab. V). Cependant, le temps de développement des larves diminue de façon très faible entre 20 et 30°C (Fig. 21), et l'on n'observe pas de différence significative entre les temps de

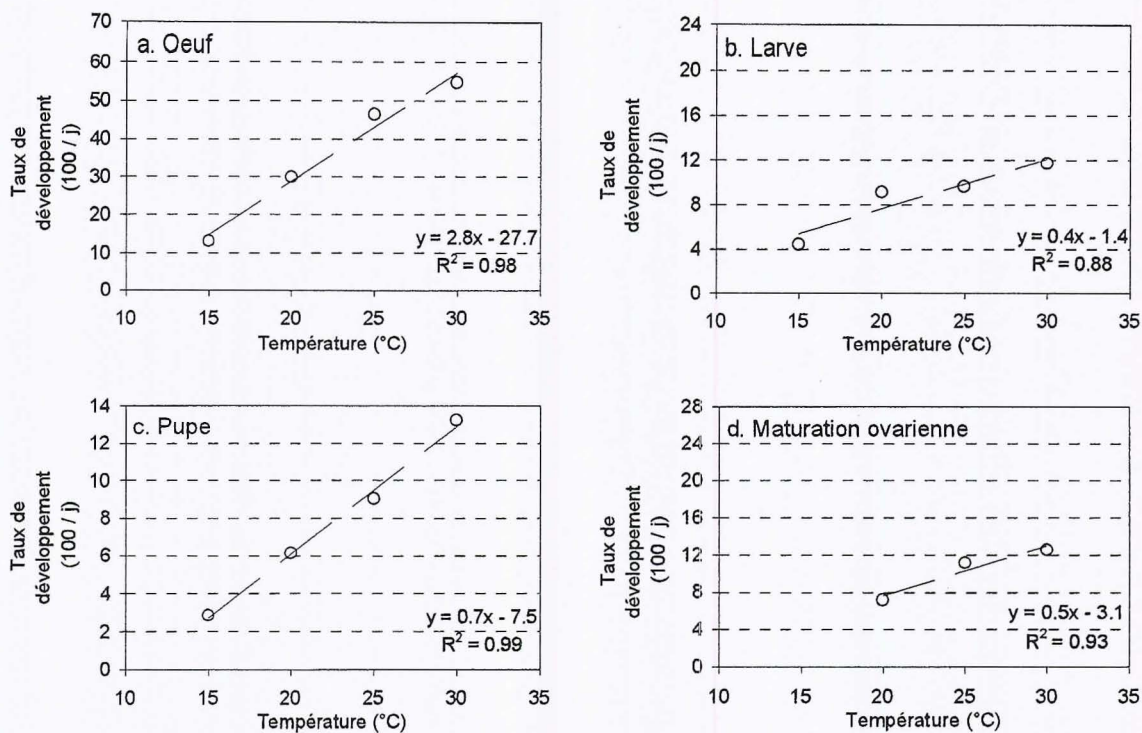


Figure 22. Relation entre température et taux de développement (100 / j) pour les différents stades immatures chez *C. rosa* : (a) œuf, (b) larve, (c) pupe et (d) maturation ovarienne des femelles.

Tableau VI. Survie et mortalité instantanée des différents stades immatures chez *C. rosa* (n = 4 répétitions).

Temp. (°C)	Survie des œufs			Survie des larves			Survie des nymphes			Adultes émergés pour 100 œufs
	Moyenne (%)	MI		Moyenne (%)	MI		Moyenne (%)	MI		
15	88 ± 6	ab	0.02	69 ± 9	b	0.02	91 ± 3	a	0.01	55
20	80 ± 1	ab	0.07	54 ± 9	c	0.06	88 ± 7	a	0.01	38
25	91 ± 6	a	0.04	87 ± 4	a	0.01	95 ± 4	a	0.01	75
30	74 ± 7	b	0.17	23 ± 3	d	0.17	58 ± 7	b	0.07	10
35	0	c	-	0	e	-	0	c	-	0

MI : taux de mortalité instantané (= - ln [survie] / temps de développement).

Les moyennes suivies de lettres différentes dans la même colonne sont significativement différentes (ANOVA et test de Student Newman-Keuls, $P < 0.05$).

développement larvaire à 20 et 25°C. Le temps de maturation ovarienne diminue également très faiblement entre 25 et 30°C.

L'étendue du temps de développement a tendance à diminuer avec l'augmentation de la température pour le stade embryonnaire et le stade nymphal mais le C.V. de l'étendue varie avec la température. L'étendue du temps de développement du stade larvaire ne diminue pas avec la température et on enregistre des C.V. de l'étendue élevés aux températures de 25 et 30°C.

Bien que des dissections de femelles à 15°C aient été effectuées pendant 42 j après émergence, aucun œuf mature n'a été trouvé. A 35°C, la longévité des adultes est peu importante et aucune femelle n'est parvenue à maturité.

Le modèle linéaire est établi entre 15 et 30°C pour les stades immatures et entre 20 et 30°C pour la maturation ovarienne (*Fig. 22*). Le coefficient de corrélation linéaire est élevé pour les œufs et les pupes ($R^2 \geq 0.98$) et plus faible pour les larves ($R^2 = 0.88$) et la maturation ovarienne ($R^2 = 0.93$). La température-seuil calculée pour les œufs, les larves, les pupes et la maturation ovarienne est de 9.8, 3.1, 11.0 et 5.9, respectivement. La constante thermique est de 35.3, 223.2, 146.9, 186.7 et 592.1 °j respectivement, pour les œufs, les larves, les pupes, la maturation ovarienne et le développement total.

Taux de survie

Pour tous les stades, la mortalité est de 100% à 35°C (*Tab. VI*). La mortalité est également importante à 30°C surtout pour les larves pour lesquelles elle dépasse 75%. Le nombre d'adultes obtenus à partir d'un lot de 100 œufs est seulement de 10 à 30°C.

La meilleure survie est observée à 25°C pour chaque stade même si elle n'est pas significativement différente des basses températures pour les œufs et les pupes.

Enfin, à 15°C, la survie des œufs et des pupes n'est pas affectée. A 15 et 20°C, la survie des larves est moins importante qu'à 25°C, cependant la mortalité des larves à 15°C reste faible surtout si l'on considère le taux de mortalité instantané.

I.3- CERATITIS CATOIRII

Taux et temps de développement

De 15 à 30°C, le temps de développement diminue avec l'augmentation de température quel que soit le stade étudié (*Fig. 23*). Cependant il n'y pas de différence significative entre la durée de développement à 25 et à 30°C pour les stades larvaire et nymphal (*Tab. VII*).

L'étendue du temps de développement la plus longue se situe à 15°C pour les œufs et à 20°C pour les pupes. Il n'y a pas de différence significative entre les étendues du temps de développement aux différentes températures pour le stade larvaire ($F = 0.7$, $dl = 3$, $P = 0.59$). L'étendue n'est pas directement liée à la durée de développement, le C.V. varie avec la température quel que soit le stade.

Entre 15 et 30°C, la relation température - taux de développement est fortement linéaire ($R^2 \geq 0.98$) (*Fig. 24*). Le seuil minimum de développement théorique calculé pour les œufs, les larves et les pupes est de 9.9, 8.9 et 9.2°C respectivement. La constante thermique est de 35.1, 126.5, 194.0 et 355.6 °j respectivement, pour les œufs, les larves, les pupes et le développement total des stades immatures.

Tableau VII. Temps de développement des différents stades immatures chez *C. catovirii* à une série de températures constantes (n = 4 répétitions)

Temp. (°C)	Développement des œufs			Développement des larves			Développement des nymphes			Total des stades immatures (j)
	Moyenne (h)	Etendue (h)	C.V. (%)	Moyenne (j)	Etendue (j)	C.V. (%)	Moyenne (j)	Etendue (j)	C.V. (%)	
15	188 ± 7 a	99 a	53 a	22 ± 0.6 a	5 a	23 b	36 ± 2.1 a	3 b	8 c	66
20	80 ± 1 b	45 b	56 a	11 ± 1.3 b	6 a	53 ab	17 ± 0.1 b	4 a	20 a	31
25	52 ± 1 c	14 c	26 b	7 ± 0.4 c	4 a	52 ab	12 ± 0.1 c	2 c	14 b	21
30	44 ± 1 d	16 c	37 c	6 ± 0.5 c	5 a	87 a	9 ± 0.1 c	1 d	15 b	17
35	Pas d'éclosion			Pas de pupaison			Pas d'émergence			-

Etendue moyenne = max[temps de développement] - min[temps de développement], (le laps de temps entre la première et la dernière éclosion d'œuf, entre la première et la dernière pupaison ou entre la première et la dernière émergence d'adulte).

Coefficient de variation moyen, C.V. = [100 x étendue] / [temps de développement].

Les moyennes suivies de lettres différentes dans la même colonne sont significativement différentes (ANOVA et test de Student Newman-Keuls, P < 0.05).

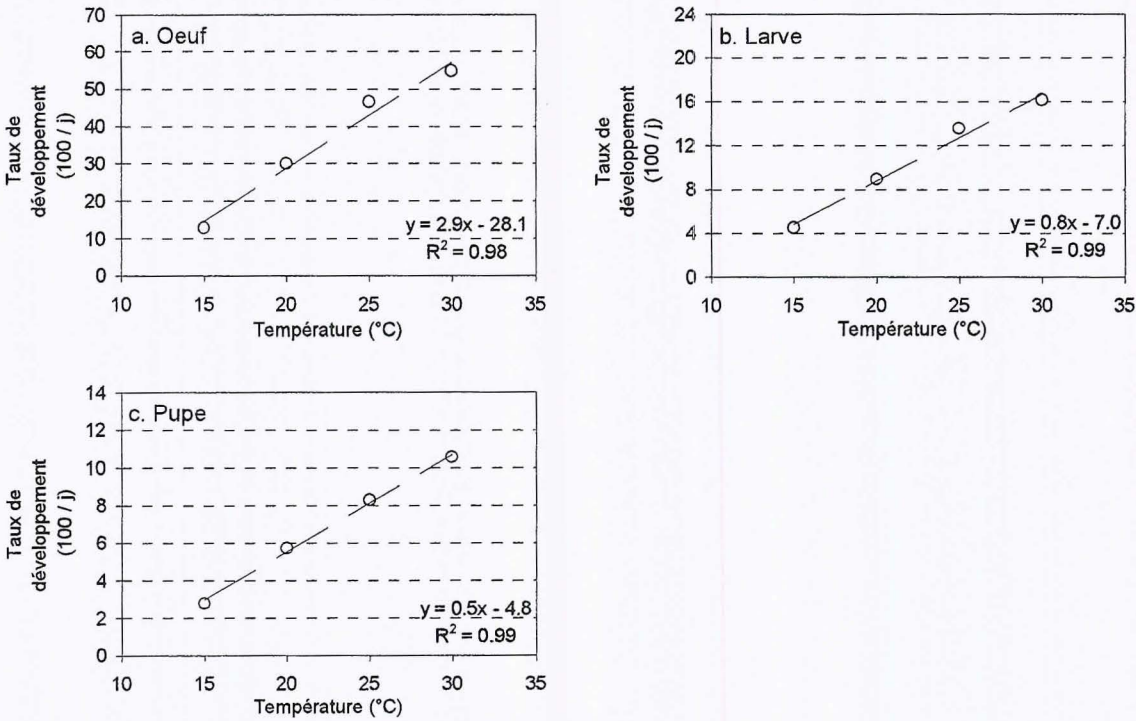


Figure 24. Relation entre température et taux de développement (100 / j) pour les différents stades immatures chez *C. catovirii* : (a) œuf, (b) larve, et (c) pupa.

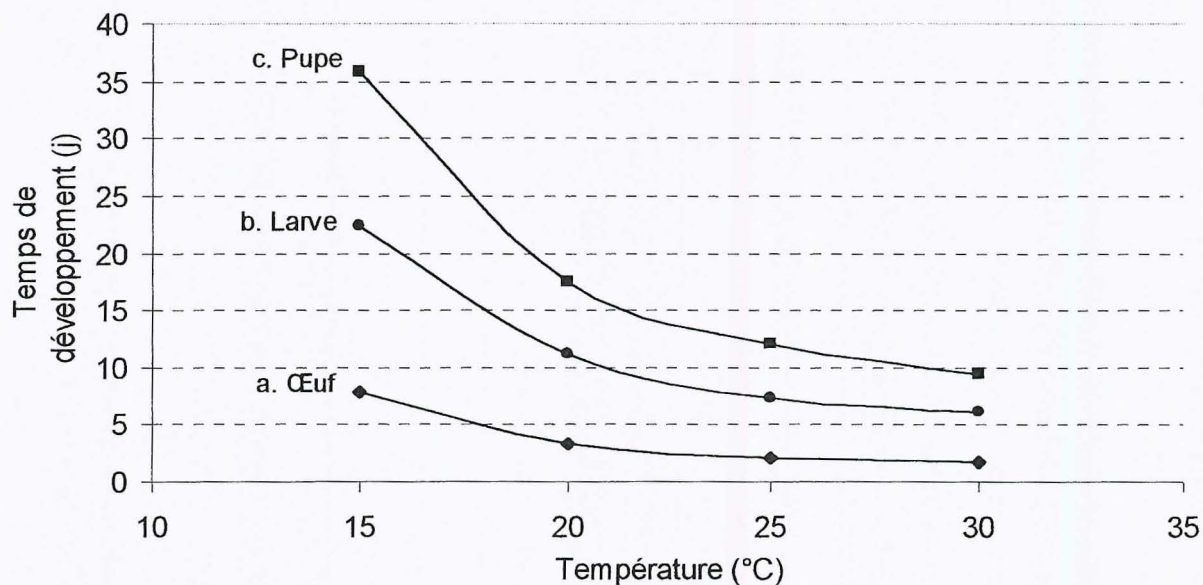


Figure 23. Relation entre température et temps de développement pour les différents stades immatures chez *C. catolirii* : (a) œuf, (b) larve et (c) pupa.

Taux de survie

A 35°C, la mortalité est de 100% quel que soit le stade (*Tab. VIII*). Pour les œufs, la meilleure survie est observée à 30°C où plus de 80% des œufs ont éclos. Par contre, entre 15 et 30°C, la température n'a pas fait varier significativement la survie des larves. Les nymphes semblent très sensibles aux températures extrêmes. Cependant à 15°C, le taux de mortalité instantané des nymphes permet de penser que la réduction de survie provient davantage d'un temps de développement plus long que d'un effet direct de la température.

Tableau VIII. Survie et mortalité instantanée des différents stades immatures chez *C. catolirii* (n = 4 répétitions).

Temp. (°C)	Survie des œufs			Survie des larves			Survie des nymphes			Adultes émergés pour 100 œufs
	Moyenne (%)		MI	Moyenne (%)		MI	Moyenne (%)		MI	
15	68 ± 7	b	0.05	54 ± 4	a	0.03	50 ± 26	ab	0.02	18
20	67 ± 6	b	0.12	77 ± 1	a	0.02	74 ± 1	a	0.02	38
25	60 ± 7	b	0.24	66 ± 1	a	0.06	74 ± 8	a	0.02	29
30	83 ± 3	a	0.11	64 ± 14	a	0.07	29 ± 1	bc	0.13	15
35	0	c	-	0	b	-	0	c	-	0

MI : taux de mortalité instantané (= - ln [survie] / temps de développement).

Les moyennes suivies de lettres différentes dans la même colonne sont significativement différentes (ANOVA et test de Student Newman-Keuls, P < 0.05).

Tableau IX. Comparaison des temps de développement embryonnaires entre *C. capitata*, *C. rosa* et *C. catoirii* à une série de températures constantes (n = 4 répétitions).

Espèce	15°C			20°C			25°C			30°C			35°C		
	Moyenne (h)	Etendue (h)	C.V. (%)	Moyenne (h)	Etendue (h)	C.V. (%)	Moyenne (h)	Etendue (h)	C.V. (%)	Moyenne (h)	Etendue (h)	C.V. (%)	Moyenne (h)	Etendue (h)	C.V. (%)
<i>C. capitata</i>	187 ± 8 a	94 a	50 a	84 ± 3 a	51 a	61 a	49 ± 1 b	12 a	25 a	37 ± 1 b	13 b	37 a	Pas d'éclosion		
<i>C. rosa</i>	184 ± 9 a	90 a	49 a	80 ± 1 b	48 a	60 a	52 ± 1 a	10 a	19 b	44 ± 1 a	16 a	35 a	Pas d'éclosion		
<i>C. catoirii</i>	188 ± 7 a	99 a	53 a	80 ± 1 b	45 a	56 a	52 ± 1 a	14 a	26 a	44 ± 1 a	16 a	37 a	Pas d'éclosion		

Etendue moyenne = max[temps de développement] - min[temps de développement], (le laps de temps entre la première et la dernière éclosion d'œuf).

Coefficient de variation moyen, C.V. = [100 x étendue] / [temps de développement].

Les moyennes suivies de lettres différentes dans la même colonne sont significativement différentes (ANOVA et test de Student Newman-Keuls, P < 0.05).

Tableau X. Comparaison de la survie du stade embryonnaire entre *C. capitata*, *C. rosa* et *C. catoirii* à une série de températures constantes (n = 4 répétitions).

Espèce	15°C		20°C		25°C		30°C		35°C	
	Moyenne (%)	MI	Moyenne (%)	MI	Moyenne (%)	MI	Moyenne (%)	MI	Moyenne (%)	MI
<i>C. capitata</i>	92 ± 5 a	0.01	81 ± 2 a	0.06	96 ± 2 a	0.02	88 ± 4 a	0.08	0 a	-
<i>C. rosa</i>	88 ± 6 a	0.02	80 ± 1 a	0.07	91 ± 6 a	0.04	74 ± 7 b	0.17	0 a	-
<i>C. catoirii</i>	68 ± 7 b	0.05	67 ± 6 b	0.12	60 ± 7 b	0.24	83 ± 3 a	0.11	0 a	-

MI : taux de mortalité instantané (= - ln [survie] / temps de développement).

Les moyennes suivies de lettres différentes dans la même colonne sont significativement différentes (ANOVA et test de Student Newman-Keuls, P < 0.05).

Tableau XI. Comparaison des temps de développement larvaires entre *C. capitata*, *C. rosa* et *C. catoirii* à une série de températures constantes (n = 4 répétitions).

Espèce	15°C			20°C			25°C			30°C			35°C		
	Moyenne (j)	Etendue (j)	C.V. (%)	Moyenne (j)	Etendue (j)	C.V. (%)	Moyenne (j)	Etendue (j)	C.V. (%)	Moyenne (j)	Etendue (j)	C.V. (%)	Moyenne (j)	Etendue (j)	C.V. (%)
<i>C. capitata</i>	21 ± 0.4 b	5 a	24 a	8 ± 0.1 b	2 b	29 b	6 ± 0.1 c	2 c	27 c	5 ± 0.1 c	1 c	28 b	7 ± 0.4	2	31
<i>C. rosa</i>	23 ± 0.6 a	7 a	29 a	11 ± 0.1 a	4 ab	38 ab	10 ± 0.6 a	8 a	77 a	9 ± 0.1 a	6 a	76 a	Pas de pupaison		
<i>C. catoirii</i>	22 ± 0.6 a	5 a	23 a	11 ± 1.3 a	6 a	53 a	7 ± 0.4 b	4 b	52 b	6 ± 0.5 b	5 b	87 a	Pas de pupaison		

Etendue moyenne = max[temps de développement] - min[temps de développement], i(e laps de temps entre la première et la dernière pupaison).

Coefficient de variation moyen, C.V. = [100 x étendue] / [temps de développement].

Les moyennes suivies de lettres différentes dans la même colonne sont significativement différentes (ANOVA et test de Student Newman-Keuls, P < 0.05).

Tableau XII. Comparaison de la survie du stade larvaire entre *C. capitata*, *C. rosa* et *C. catoirii* à une série de températures constantes (n = 4 répétitions).

Espèce	15°C		20°C		25°C		30°C		35°C	
	Moyenne (%)	MI	Moyenne (%)	MI	Moyenne (%)	MI	Moyenne (%)	MI	Moyenne (%)	MI
<i>C. capitata</i>	89 ± 7 a	0.01	85 ± 10 a	0.02	96 ± 2 a	0.01	98 ± 3 a	0.01	5 ± 3 a	0.43
<i>C. rosa</i>	69 ± 9 b	0.02	54 ± 9 b	0.06	87 ± 4 b	0.01	23 ± 3 c	0.17	0 b	-
<i>C. catoirii</i>	54 ± 4 b	0.03	77 ± 1 a	0.02	66 ± 1 c	0.06	64 ± 14 b	0.07	0 b	-

MI : taux de mortalité instantané (= - ln [survie] / temps de développement).

Les moyennes suivies de lettres différentes dans la même colonne sont significativement différentes (ANOVA et test de Student Newman-Keuls, P < 0.05).

II- COMPARAISON ENTRE LES TROIS ESPECES

II.1- STADE EMBRYONNAIRE

Taux et temps de développement

Pour la durée du développement embryonnaire, on trouve des différences significatives entre espèces pour chaque température sauf à 15°C (*Tab. IX*). A 20°C, *C. capitata* montre un développement embryonnaire un peu plus long que *C. rosa* et *C. catoirii* tandis qu'elle se développe plus rapidement que ces deux dernières à 25 et 30°C.

L'étendue du temps de développement n'est pas différente entre les espèces sauf à 30°C où elle est plus faible pour *C. capitata* que pour les deux autres.

Le C.V. de l'étendue du développement embryonnaire ne varie pas non plus entre les trois espèces sauf à 25°C, où il apparaît significativement plus faible pour *C. rosa*.

Taux de survie

De 15 à 25°C, *C. catoirii* a une survie significativement moins bonne que celle de *C. capitata* et *C. rosa* ($F = 35.3$, $dl = 2$, $P < 0.01$), elle possède en effet des taux de mortalité instantanés élevés (*Tab. X*). A 30°C, c'est *C. rosa* qui présente une mortalité plus importante. A 35°C, aucun œuf n'a éclos toutes espèces confondues.

II.2- STADE LARVAIRE

Taux et temps de développement

Dans la gamme de 15 à 30°C, *C. capitata* présente un temps de développement larvaire significativement moins long que les deux autres espèces (*Tab. XI*). Les temps de développement de *C. rosa* et de *C. catoirii* ne diffèrent pas entre eux à 15 et 20°C alors que *C. catoirii* a un développement larvaire plus rapide que *C. rosa* à 25 et 30°C.

A 25 et 30°C, l'étendue du temps de développement larvaire diffère significativement entre les trois espèces : *C. rosa* possède l'étendue la plus longue, *C. catoirii* possède une étendue moyenne et *C. capitata* possède l'étendue la plus courte (inférieure ou égale à 2 jours). Le C.V. de l'étendue important chez ces deux dernières espèces indique que l'étendue est grande par rapport au temps de développement.

Taux de survie

C. capitata, est la seule espèce qui ait survécu à 35°C mais avec 95% de mortalité (*Tab. XII*). Pour toutes les autres températures, *C. capitata* a une survie supérieure aux deux autres espèces sauf à 20°C où sa survie est équivalente à celle de *C. catoirii*.

A 30°C, la survie de *C. rosa* apparaît très faible par rapport aux autres espèces avec une mortalité instantanée élevée. Il a été observé qu'une mortalité importante a lieu pendant la phase de pré-pupe, en effet à 30°C pour *C. rosa*, en moyenne 50 larves ont sauté dans le sable alors que la survie moyenne est de 23%.

Tableau XIII. Comparaison des temps de développement pupaux entre *C. capitata*, *C. rosa* et *C. catoirii* à une série de températures constantes (n = 4 répétitions).

Espèce	15°C			20°C			25°C			30°C			35°C		
	Moyenne (j)	Etendue (j)	C.V. (%)	Moyenne (j)	Etendue (j)	C.V. (%)	Moyenne (j)	Etendue (j)	C.V. (%)	Moyenne (j)	Etendue (j)	C.V. (%)	Moyenne (j)	Etendue (j)	C.V. (%)
<i>C. capitata</i>	35 ± 0.4 a	3 a	9 a	17 ± 0.6 b	3 a	16 a	10 ± 0.1 c	1 b	10 a	8 ± 0.1 b	1 c	7 c	Pas d'émergence		
<i>C. rosa</i>	35 ± 0.6 a	4 a	10 a	16 ± 0.2 b	3 a	15 a	11 ± 0.2 b	2 ab	16 a	8 ± 0.1 b	2 a	31 a	Pas d'émergence		
<i>C. catoirii</i>	36 ± 2.1 a	3 a	8 a	17 ± 0.1 a	4 a	20 a	12 ± 0.1 a	2 a	14 a	9 ± 0.1 a	1 b	15 b	Pas d'émergence		

Etendue moyenne = max[temps de développement] - min[temps de développement], (le laps de temps entre la première et la dernière émergence).

Coefficient de variation moyen, C.V. = [100 x étendue] / [temps de développement].

Les moyennes suivies de lettres différentes dans la même colonne sont significativement différentes (ANOVA et test de Student Newman-Keuls, P < 0.05).

Tableau XIV. Comparaison de la survie du stade pupal entre *C. capitata*, *C. rosa* et *C. catoirii* à une série de températures constantes (n = 4 répétitions)

Espèce	15°C		20°C		25°C		30°C		35°C	
	Moyenne (%)	MI	Moyenne (%)	MI	Moyenne (%)	MI	Moyenne (%)	MI	Moyenne (%)	MI
<i>C. capitata</i>	84 ± 9 a	0.01	95 ± 1 a	0.01	79 ± 6 b	0.02	79 ± 5 a	0.03	0 a	-
<i>C. rosa</i>	91 ± 3 a	0.01	88 ± 7 a	0.01	95 ± 4 a	0.01	58 ± 7 b	0.07	0 a	-
<i>C. catoirii</i>	50 ± 26 b	0.02	74 ± 1 b	0.02	74 ± 8 b	0.02	29 ± 1 c	0.13	0 a	-

MI : taux de mortalité instantané (= - ln [survie] / temps de développement).

Les moyennes suivies de lettres différentes dans la même colonne sont significativement différentes (ANOVA et test de Student Newman-Keuls, P < 0.05).

Tableau XV. Comparaison de la durée de maturation ovarienne entre *C. capitata* et *C. rosa* à une série de températures constantes (n = 1 répétition)

Temp. (°C)	<i>C. capitata</i>		<i>C. rosa</i>	
	première vitellogenèse	50% maturité	première vitellogenèse	50% maturité
	(stade 2-3)	(stade 4)	(stade 2-3)	(stade 4)
	(j)	(j)	(j)	(j)
15	10	19	-	-
20	5	7	8	14
25	3	5	5	9
30	2	4	5	8
35	5	-	-	-

II.3- STADE NYMPHAL

Taux et temps de développement

A 15°C, il n'y a pas de différence significative entre les durées de développement des trois espèces (Tab. XIII). Le temps de développement de *C. catoirii* est plus long que ceux de *C. rosa* et *C. capitata* entre 20 et 30°C. L'étendue et le C.V. de l'étendue de *C. capitata* sont plus faibles que ceux des deux autres espèces à 30°C.

Taux de survie

A 35°C, la mortalité est de 100% pour les trois espèces (Tab. XIV). Globalement, pour les températures comprises entre 15 et 30°C, *C. catoirii* possède une survie significativement moins importante que *C. rosa* et *C. capitata* ($F = 13.2$, $dl = 2$, $P < 0.01$) mais pas différente de celle de *C. capitata* à 25°C. A 15 et 20°C, la survie des pupes ne diffère pas significativement entre *C. rosa* et *C. capitata* tandis qu'à 25°C, la survie de *C. rosa* est meilleure et à 30°C nettement moins bonne que celle de *C. capitata*.

Les mortalités instantanées les plus importantes du stade pupal sont enregistrées pour *C. catoirii* et *C. rosa* à 30°C.

II.4- MATURATION OVARIENNE

L'étude de la durée de maturation des ovaires n'a pas été effectuée chez *C. catoirii*, l'élevage n'étant pas assez important pour récupérer suffisamment d'adultes émergés pendant un court laps de temps. Pour *C. capitata* et *C. rosa*, une seule répétition a pu être effectuée, faute de temps.

La durée de maturation est toujours plus importante chez les femelles de *C. rosa* que chez celles de *C. capitata* pour le début de la vitellogenèse comme pour la maturité des ovaires (Tab. XV).

A 35°C, on ne retrouve pas d'œufs matures dans les ovaires disséqués. Cependant on constate un début de vitellogenèse chez les femelles de *C. capitata* au bout de 5 jours.

A 15°C, on n'obtient pas de maturité chez les femelles de *C. rosa*, contrairement à celles de *C. capitata*. Toutefois la durée de maturation pour *C. capitata* à cette température a été très longue (19 jours).

Tableau XVI. Comparaison du temps de développement pupal entre les mâles et les femelles à une série de températures constantes chez (a) *C. capitata*, (b) *C. rosa* et (c) *C. catoirii* (n = 4 répétitions).

a. <i>C. capitata</i>				
	15°C	20°C	25°C	30°C
	Moyenne	Moyenne	Moyenne	Moyenne
	(j)	(j)	(j)	(j)
mâles	35 ± 0.4 a	16 ± 0.6 a	10 ± 0.1 a	7 ± 0.1 a
femelles	35 ± 0.3 a	17 ± 0.6 a	10 ± 0.1 a	8 ± 0.1 a
sex - ratio (f/m)	1.1	1.2	1.3	1.4
b. <i>C. rosa</i>				
	15°C	20°C	25°C	30°C
	Moyenne	Moyenne	Moyenne	Moyenne
	(j)	(j)	(j)	(j)
mâles	35 ± 0.7 a	16 ± 0.2 a	11 ± 0.2 a	7 ± 0.1 a
femelles	35 ± 0.6 a	16 ± 0.1 a	11 ± 0.2 a	8 ± 0.1 a
sex - ratio (f/m)	1.3	0.9	1.0	0.9
c. <i>C. catoirii</i>				
	15°C	20°C	25°C	30°C
	Moyenne	Moyenne	Moyenne	Moyenne
	(j)	(j)	(j)	(j)
mâles	36 ± 2.4 a	17 ± 0.1 a	12 ± 0.1 a	9 ± 0.1 a
femelles	36 ± 1.9 a	17 ± 0.1 a	12 ± 0.1 a	9 ± 0.1 a
sex - ratio (f/m)	1.3	1.2	0.8	1.3

III- COMPARAISON ENTRE MALES ET FEMELLES

La comparaison de la durée de développement entre les sexes au stade larvaire n'a pu être effectuée du fait d'une mortalité trop importante au niveau du stade pupal.

Des comparaisons ont pu être effectuées pour le stade pupal (*Tab. XVI*). On n'observe aucune différence significative entre la durée de développement des mâles et celle des femelles quelle que soit l'espèce et quelle que soit la température. Les sex-ratios n'ont pu être comparés entre eux du fait de différences importantes entre les répétitions.



QUATRIEME PARTIE

DISCUSSION



Ph. A. Franck

Tableau XVII. (a) Seuil de développement et (b) constante thermique des différents stades de *C. capitata*, *C. rosa* et *C. catoirii*.

a. seuil de développement (*t*)

stade	<i>C. capitata</i>	<i>C. rosa</i>	<i>C. catoirii</i>
	(°C)	(°C)	(°C)
œuf	11.6	9.8	9.9
larve	10.2	3.1	8.9
pupe	11.2	11.0	9.2
pré-oviposition	10.1	5.9	-

b. constante thermique (*K*)

stade	<i>C. capitata</i>	<i>C. rosa</i>	<i>C. catoirii</i>
	(°j)	(°j)	(°j)
œuf	28.1	35.3	35.1
larve	88.8	223.2	126.5
pupe	142.7	146.9	194.0
Total (stades immatures)	259.6	405.4	355.6
pré-oviposition	77.0	186.7	-
Total	336.6	592.1	-

Implications physiologiques

La survie de tous les stades de *C. capitata* est élevée dans la gamme 15-30°C (> 75%) ce qui est conforme aux études précédentes conduites à températures modérées (Messenger & Flitters, 1958; Croveti et al., 1986; Delrio et al., 1986; Vargas et al., 1996).

Les temps de développements, de l'œuf à l'adulte, de *C. capitata* se situent entre 16 et 64 jours, respectivement entre 30 et 15°C. Ces résultats pour les stades immatures sont généralement en accord avec la littérature (Messenger & Flitters, 1958; Tassan et al., 1983; Croveti et al., 1986; Delrio et al., 1986; Vargas et al., 1996).

Les valeurs de la température-seuil et de la constante thermique sont également en accord avec les études antérieures sauf pour le stade larvaire (Tab. XVII). A Hawaii, Vargas et al. (1996) ont estimé un seuil thermique de 5.2°C et une constante thermique de 138.7°j pour le stade larvaire de *C. capitata*, en utilisant également le modèle linéaire et en travaillant sur une gamme de températures constantes (16-32°C) proche de la notre. Ces différences importantes peuvent résulter de l'utilisation de milieux artificiels d'élevage différents, de la souche utilisée ou encore de conditions d'élevage différentes. Ces auteurs reconnaissent toutefois que la température-seuil pour le développement larvaire a sans doute été sous-estimée dans leur travail. Le temps de développement larvaire à basse température aurait peut-être été faussé par le comportement des cohortes : les larves s'agglutinaient à la base de la boîte de milieu, probablement pour rechercher de la chaleur. En effet, les hautes densités de larves dans les milieux peuvent produire de hauts niveaux de chaleur métabolique (Tanaka et al., 1972; Hooper, 1978). Ce comportement n'a pas été observé dans notre étude du fait de l'utilisation d'une faible densité de larves par boîte de milieu. De plus la valeur de température-seuil calculée par Tassan et al. (1983) ($t = 9.7^{\circ}\text{C}$), qui avaient étudié les œufs et les larves comme un seul stade, conforte notre résultat. Il serait toutefois intéressant de compléter nos données par des études complémentaires réalisées à des températures plus faibles, proches du seuil de développement, en utilisant des modèles non-linéaires.

Tassan et al. (1983) avaient estimé le seuil de température minimum pour la maturation ovarienne de *C. capitata* à 16,6 °C, alors que nous avons calculé une valeur de 10,1°C. La température-seuil trouvée par ces auteurs semble vraiment élevée vu que nous avons constaté une maturation des œufs à 15°C.

Les données obtenues complètent le peu de données antérieures concernant la mouche du Natal. La survie de *C. rosa* est nulle à 35°C et elle est très affectée à 30°C pour tous les stades immatures. Nos résultats sur les durées de développement, les températures-seuils et les constantes thermiques concordent avec ceux d'études précédentes sur les œufs et les pupes (Becker, 1991; Bonhomme, 1992). Contrairement aux résultats de Bonhomme (1992) qui ne permettaient pas d'aboutir à la constante thermique et au zéro de développement des larves, nos résultats permettent d'obtenir ces valeurs ($t = 3.1^{\circ}\text{C}$, $K = 223.2^{\circ}\text{j}$) mais avec un coefficient de corrélation ($R^2 = 0.88$) plus faible que pour les autres espèces.

La biologie de *C. catoirii* n'avait encore jamais été étudiée. On constate que la survie de cette espèce est globalement moins bonne que celle des deux autres espèces étudiées. Cependant aucun milieu d'élevage n'a été réalisé spécialement pour *C. catoirii* : nous avons utilisé celui

de *C. rosa*. On pourrait penser que le milieu est responsable d'une moins bonne survie des larves. D'un autre côté, pour certaines températures la survie de *C. catoirii* est meilleure que celle de *C. rosa*. Il serait intéressant de vérifier les résultats obtenus sur *C. catoirii* avec d'autres milieux artificiels ou des fruits-hôtes.

Pour les trois espèces, les régressions linéaires réalisées entre température et taux de développement montrent des coefficients de corrélation très élevés pour la plupart. Le modèle des sommes de température semble donc bien approprié pour rendre compte du développement des espèces étudiées, entre 15 et 30°C.

Les seuils maxima létaux n'ont pu être définis avec précision, et il serait intéressant de d'étudier plus en détail le développement des températures comprises entre 30 et 35°C. Nous avons également remarqué que l'étendue du temps de développement des stades immatures varie avec la température et ne dépend pas toujours exclusivement du temps de développement.

Dans cette étude, nous avons utilisé le temps de maturation ovarien pour apprécier le temps de développement complet de l'œuf à l'œuf. Cependant, Kasana & Aliniaze (1994), dans une étude sur l'effet de la température sur la période de pré-oviposition chez *Rhagoletis completa* Cresson, rapportent que de nombreuses femelles n'ont jamais pondu malgré la présence d'œufs matures dans leurs ovaires. De plus, faute de temps, une seule répétition a pu être effectuée dans l'étude de la maturation ovarienne. Il importe donc de considérer nos résultats comme préliminaires : ils permettent néanmoins d'avoir une première idée de la durée du cycle complet. L'étude de la maturation ovarienne de *C. catoirii* n'a pas pu être effectuée faute de matériel biologique suffisant. Elle pourra être menée dès que l'élevage sera suffisamment développé.

La comparaison des temps de développement entre les différentes espèces montre que celles-ci diffèrent surtout au niveau du stade larvaire. Pour *C. capitata* et *C. rosa*, on note également des différences très importantes pour la durée de maturation ovarienne. C'est *C. rosa* qui requiert le plus de degrés-jours pour achever son développement, suivie de *C. catoirii*. *C. capitata* possède un cycle plus court que les deux autres espèces.

La comparaison entre les temps de développement larvaire des mâles et des femelles n'a pu être effectuée du fait d'une mortalité des pupes trop importante. Celle-ci peut être due à la taille trop faible des boîtes ou aux manipulations multiples, d'abord des larves et ensuite des jeunes pupes. On peut toutefois penser qu'il n'existe pas de différence importante entre le développement larvaire des mâles et celui des femelles, puisque l'on a constaté lors des relevés un seul pic de pupaison.

Conditions d'élevage

Les insectes que nous avons utilisés proviennent d'un élevage et peuvent de ce fait, se comporter différemment d'insectes sauvages. Si les adultes sont élevés à température ambiante, les œufs, les larves et les pupes sont élevés à la température constante de 25°C. On pourrait craindre que les mouches d'élevage aient ainsi été sélectionnées pour cette température. Un moyen d'atténuer ce phénomène est d'introduire des mouches "sauvages" dans la cage d'élevage mais ceci ne fonctionne pas toujours, les croisements entre les deux souches se faisant difficilement. D'un autre côté, une étude menée sur *C. capitata* a montré qu'il n'y avait pas de différence significative entre les temps de développement larvaire d'une population élevée au laboratoire et une population "collectée au champ" (Muñiz, 1987). Il serait intéressant de réaliser ce type d'étude sur les autres stades de développement pré-imaginaux et de comparer également la survie des deux types de populations. On pourrait en outre comparer la durée de développement larvaire sur fruits-hôtes et sur milieu artificiel. Il serait enfin intéressant de réaliser des essais avec températures fluctuantes, se rapprochant davantage des conditions naturelles.

Répartition géographique

Les taux de survie élevés de *C. capitata* dans une large gamme de température (15-30°C) peuvent expliquer sa large répartition géographique sur une grande partie de la planète et sous divers climats (White & Elson-Harris, 1992). Cependant, *C. capitata* étant peu ou pas présente dans les zones pluvieuses alors que la température lui semble favorable, il convient donc également de prendre en compte l'humidité comme facteur influençant sa répartition. *C. capitata* est une mouche adaptée au climat de type méditerranéen plutôt que tropical, ce qui explique qu'elle souffre d'une forte compétition avec *C. rosa* dans les zones humides de l'île.

Pour ce qui est de la répartition de *C. rosa* à La Réunion, on comprend mieux qu'elle soit présente en altitude car elle possède des seuils minimums de température plus faibles que ceux de *C. capitata*, notamment pour le stade larvaire où la différence est très importante. Cependant nous n'avons pas observé de maturation ovarienne à 15°C bien que la température-seuil calculée pour ce stade soit faible ($t = 5.9^\circ\text{C}$). Les larves pourraient ainsi constituer la forme de résistance de l'espèce pendant les périodes les plus froides.

La moindre survie de *C. catairii* dans la gamme de température étudiée pourrait expliquer qu'elle ait tendance à être dominée par les deux autres espèces dans la compétition interspécifique. Cependant, on a du mal à expliquer pourquoi elle est présente uniquement en zones de basse altitude là où les températures sont les plus élevées alors qu'elle possède des températures-seuils plutôt basses. La vitesse de développement larvaire et la survie des stades embryonnaire et larvaires étant supérieures à celles de *C. rosa* à 30°C, on aurait pu penser que sur la côte la compétition entre ces deux espèces soit en faveur de *C. catairii*.

Cependant, la température et la compétition interspécifique ne suffisent pas à expliquer pourquoi *C. catairii* est surtout présente sur la côte Est de La Réunion. Celle-ci étant la partie la plus pluvieuse de l'île, on peut supposer qu'une humidité élevée constituerait le facteur plus favorable au développement de *C. catairii* dans cette zone. Le moins grand nombre de fruits-hôtes de *C. catairii* sur la côte Ouest pourrait également contribuer à expliquer la répartition de l'espèce.

Implications pratiques

Les lâchers de parasitoïdes ou de mâles stériles nécessitent des élevages importants et réguliers. La température joue un rôle clé dans le processus d'élevage des insectes. Ainsi cette étude pourra contribuer à l'amélioration des méthodes d'élevage des trois espèces. Un bon compromis entre temps de développement minimum et taux de survie maximum consiste à maintenir les œufs et les larves à 30°C pour *C. capitata* et *C. catoirii* et à 25°C pour *C. rosa*. La température de 25°C semble être la plus favorable au développement des pupes pour les 3 espèces. Cependant, des températures fluctuantes peuvent parfois accélérer les processus d'élevage notamment un abaissement de la température pendant la nuit favorise le saut des larves de *C. rosa* (Myburgh, 1963; Etienne, 1973).

Le présent travail devrait permettre d'améliorer l'élevage de *C. catoirii* dont les exigences thermiques étaient inconnues, et ainsi permettre d'étudier plus en détail le stade adulte de cette espèce.

CONCLUSION

Cette étude portant sur le développement de trois espèces de *Ceratitis* en fonction de la température apporte des éléments nouveaux sur la biologie de *C. rosa* et surtout celle de *C. catovirii* qui était totalement inconnue.

Les résultats obtenus sont en accord avec les données déjà acquises sur *C. capitata* et *C. rosa*. Par ailleurs, ils complètent certaines données manquantes sur le développement larvaire et la maturation ovarienne de *C. rosa*.

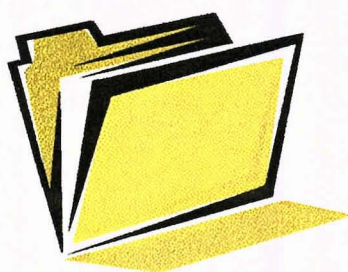
Il conviendrait, toutefois, de compléter l'étude de la maturation ovarienne en réalisant plusieurs répétitions. Par ailleurs des essais de comparaisons entre populations d'élevage ou populations "sauvages", entre le développement larvaire sur fruits-hôtes ou sur milieux artificiels, ainsi qu'entre températures constantes ou fluctuantes permettraient de conforter nos résultats.

On constate que l'influence de la température permet d'expliquer en grande partie la répartition des trois espèces sur l'île. Il nous semblerait intéressant lors d'études futures de préciser les modalités de la compétition inter-spécifique ainsi que l'influence de l'humidité sur la survie des différents stades, ces deux paramètres pouvant également influencer la répartition des espèces.

Cette étude servira également à l'amélioration des méthodes d'élevage, notamment pour *C. catovirii* dont l'élevage s'est avéré difficile au cours de la présente étude. Une bonne maîtrise de la température est en outre nécessaire pour la production en masse de parasitoïdes ou de mâles stériles de l'une ou l'autre des espèces étudiées.

Enfin ces données, associées aux résultats des études sur les fluctuations de populations menées par le CIRAD-Réunion depuis plusieurs années, serviront à la l'élaboration de modèles informatiques permettant d'appréhender la dynamique des populations au champ.

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES



ANONYME, 1998. Mémento statistique agricole - Chiffres 1997 - Direction de l'Agriculture et de la Forêt du Département et de la Région Réunion / AGRESTE.

ANONYME, 1999. La Réunion en chiffres. (consulté le 27 avril 2000).
<http://www.environnement.gouv.fr/regions/Reunion/reunchiffre.htm>

BARUFFI L., G. DAMIANI, C.R. GUGLIELMINO, C. BANDI, A.R. MALACRIDA & G. GASPERI, 1995. Polymorphism within and between populations of *Ceratitis capitata*: comparison between RAPD and multilocus enzyme electrophoresis data. *Heredity* 74 : 425-437.

BECKER O., 1991. Contribution à l'étude de la biologie de *Ceratitis rosa* Karsch (Diptera : Tephritidae). *Mémoire de D.A.A. "Protection des Cultures", ENSAIA, Nancy*, 47p.

BONHOMME A., 1992. Etude de l'influence de la température sur le potentiel biotique de *Ceratitis rosa* Karsch. *Mémoire de D.A.A., ENSAIA, Nancy*, 51p.

BREVAULT T., 1999. Mécanismes de localisation de l'hôte chez la mouche de la tomate, *Neoceratitis cyanescens*. *Thèse de l'Ecole Nationale Supérieure Agronomique, Montpellier*, 139p.

BREVAULT T. & S. QUILICI, 2000. Relationships between temperature, development and survival of different life stages of the tomato fruit fly, *Neoceratitis cyanescens*. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 94 : 25-30.

BUNGE VIVIER V., 1993. Impact économique des mouches des fruits à La Réunion et perspectives de la lutte raisonnée. *Mémoire de D.A.A. "Protection des Cultures", ENSA/CNEARC, Montpellier*, 40p.

CADET T., 1980. La végétation de l'île de La Réunion. Etude phytoécologique et phytosociologique. *Impr. Cazal, Saint-Denis*, 310p.

CANGUSSU J.A. & F.S. ZUCOLOTO, 1992. Nutritional value and selection of different diets by adult *Ceratitis capitata* flies (Diptera - Tephritidae). *Journal of Insect Physiology* 38 (7) : 485-491.

CAREY J.R., 1984. Host specific demographic studies of the Mediterranean fruit fly *Ceratitis capitata*. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 46 : 85-91.

CROVETTI A., B. CONTI & G. DELRIO, 1986. Effect of abiotic factors on *Ceratitis capitata* (Wied.) (Diptera : Tephritidae) – II. Pupal development under constant temperatures. In « R. Cavalloro (Ed.), *Fruit Flies of Economic Importance, Proceedings CEC/IOBC Intern. Symposium, Hamburg, 23 August 1984, A.A. Balkema, Rotterdam*, 221p. » : 141-147.

DAVIDSON J., 1944. On the relationship between temperature and rate of development of insects at constant temperatures. *Journal of Animal Ecology* 13 : 26-38.

DEHECQ J.S., 1995. Etude du comportement sexuel et de la communication phéromonale chez trois Tephritidae de La Réunion : *Dacus ciliatus* (Loew), *Dacus demmerezi* (Bezzi) et *Trirhithromyia cyanescens* (Bezzi). *Mémoire de fin d'études : C.E.S.A./E.N.S.A.M., Montpellier*, 41p.

DELRIO G., B. CONTI & A. CROVETTI, 1986. Effect of abiotic factors on *Ceratitis capitata* (Wied.) (Diptera : Tephritidae) – I. Egg development under constant temperatures. In « R. Cavalloro (Ed.), *Fruit flies of Economic Importance, Proceedings CEC/IOBC Intern. Symposium, Hamburg, 23 August 1984, A.A. Balkema, Rotterdam*, 221p. » : 133-139.

DOS REIS CORREIA E., 1999. Comportement de cour de deux espèces de mouches des fruits *Ceratitis rosa* et *Ceratitis catovirii* (Diptera : Tephritidae) présentes à la Réunion. *Mémoire de D.E.S.S. Ecosystèmes Méditerranéens, Université de Corse, Corte*, 37p.

ETIENNE J., 1973. Conditions artificielles nécessaires à l'élevage massif de *Ceratitis rosa* (Diptera : Trypetidae). *Entomologia Experimentalis et Applicata* 16 : 380-388.

ETIENNE J., 1982. Etude systématique, faunistique et écologique des Tephritides de La Réunion. *Thèse de l'Ecole Pratique des Hautes Etudes, Paris*, 100p.

FERNANDES-DA-SILVA P.G. & F.S. ZUCOLOTO, 1993. The influence of host nutritive value on the performance and food selection in *Ceratitis capitata* (Diptera, Tephritidae). *Journal of Insect Physiology* 39 (10) : 883-887.

FERON M., 1962. L'instinct de reproduction chez la mouche méditerranéenne des fruits *Ceratitis capitata* Wied. (Dipt. Trypetidae). Comportement sexuel - Comportement de ponte. *Revue de Pathologie Végétale et d'Entomologie Agricole de France* 41 (1) : 1-129.

FLETCHER B.S., 1989. Temperature-development rate relationships of the immature stages and adults of tephritid fruit flies. In: « A.S. Robinson & G.H.S. Hooper (eds), *Fruit flies : their Biology, Natural Enemies and Control. World Crop Pests, 3B, Elsevier, Amsterdam*, 447 p. » : 273-289.

FLETCHER B.S. & E.T. KAPATOS, 1983. The influence of temperature, diet and olive fruits on the maturation rates of female olive flies at different times of the year. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 33 : 244-252.

HOOPER G.H.S., 1978. Effects of larval rearing temperature on the development of the Mediterranean fruit fly, *Ceratitis capitata*. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 22 : 222-226.

KASANA A. & M.T. ALINIAZEE, 1994. Effect of constant temperatures on development of the walnut husk fly, *Rhagoletis completa*. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 73 (3) : 247-254.

KOVEOS D.S. & M.E. TZANAKAKIS, 1990. Effect of the presence of olive fruit on ovarian maturation in the olive fruit fly *Dacus oleae* under laboratory conditions. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 55 : 161-168.

LEROI B., 1975. Influence d'une plante hôte des larves (*Apium graveolens*) sur la stimulation de la ponte et de la production ovarienne de *Philophylla heraclei* (Diptera : Tephritidae). *C. R. Acad. Sc. Paris* 281 : 1015-1018.

LIQUIDO N.J., L.A. SHINODA, & R.T. CUNNINGHAM, 1991. Host plants of the Mediterranean Fruit Fly (Diptera: Tephritidae): an annotated world review. *Miscellaneous Publications of the Entomological Society of America* 77 : 1-52.

MALACRIDA A., C.R. GUGLIELMINO, G. GASPERI, L. BARUFFI & R. MILANI, 1992. Spatial and temporal differentiation in colonizing populations of *Ceratitis capitata*. *Heredity* 69 : 101-111.

MESSENGER P.S. & N.E. FLITTERS, 1958. Effects of constant temperature environments on the egg stage of three species of Hawaiian fruit flies. *Annals of the Entomological Society of America* 51 : 109-119.

MUÑIZ M., 1987. Larval development and reproductive characters of field and laboratory populations of the Mediterranean fruit fly *Ceratitis capitata* Wied. *Bollettino di Zoologia agraria e di Bachicoltura*, Ser. II, 19 : 111-118.

MYBURGH A.C., 1962. Mating habits of the fruit flies *Ceratitis capitata* (Wied.) and *Pterandrus rosa* (Ksh.). *South African Journal of Agricultural Sciences* 5 (3) : 457-464.

MYBURGH A.C., 1963. Diurnal rhythms in emergence of mature larvae from fruit and eclosion of adult *Pterandrus rosa* (Ksh.) and *Ceratitis rosa* (Wied.). *South African Journal of Agricultural Sciences* 6 : 41-46.

PRITCHARD G., 1970. The ecology of a natural population of the Queensland fruit fly, *Dacus tryoni*. III. The maturation of female flies in relation to temperature. *Australian Journal of Zoology*, 56: 75-79.

PROKOPY R.J. & B.D. ROITBERG, 1989. Fruit fly foraging behavior. In: « A.S. Robinson & G.H.S. Hooper (eds), *Fruit flies : their Biology, Natural Enemies and Control*. *World Crop Pests*, 3A, Elsevier, Amsterdam, 372 p. » : 293-306.

QUILICI S., 1989. Aménagement de la lutte chimique contre les mouches des fruits à la Réunion. In: « R. Cavalloro (Ed.), *Fruit flies of Economic Importance 87, Proceedings CEC/IOBC Intern. Symposium, Rome, 7-10 April 1987*. A.A. Balkema, Rotterdam, 626p. » : 515-524.

QUILICI S., 1993. Protection phytosanitaire des agrumes : les ravageurs. In : « M. Grisoni (Ed.) – *La Culture des Agrumes à La Réunion. Ouvrage collectif CIRAD/FLHOR-Réunion*, 102 p. » : 55-89

QUILICI S., 1999. La mouche méditerranéenne des fruits ou cératite. Fiches techniques sur les ravageurs des cultures dans l'océan indien. CIRAD-Réunion, 2 p.

QUILICI S. & A. FRANCK, 1999. La mouche du Natal. Fiches techniques sur les ravageurs des cultures dans l'océan indien. CIRAD-Réunion, 2 p.

RIJN, P.C.J. VAN, C. MOLLEMA & G.M. STEENHUIS-BROERS, 1995. Comparative life history studies of *Frankliniella occidentalis* and *Thrips tabaci* (Thysanoptera : Thripidae) on cucumber. *Bulletin of Entomological Research* 85: 285-297.

SPV Réunion / CIRAD Réunion, 2000 : Un nouveau ravageur important : *Bactrocera zonata*. *Phytoprotection Vôte (SPV Réunion)*. N°8, Avril 2000. (Fiche technique rédigée par B. Hurtrel, S. Quilici et E. Jeuffrault).

STATSOFT-France, 1997. STATISTICA pour Windows [Manuel du Programme], StatSoft-France, 72, quai des Carrières - 94220 Charenton-le-Pont, France.

TANAKA N., R.A. HART, R.Y. OKAMOTO & L.F. STEINER, 1972. Control of excessive metabolic heat produced by a high density of larvae of the Mediterranean fruit fly. *Journal of Economic Entomology* 65 : 866-867.

TASSAN R.L., K.S. HAGEN, A. CHENG, T.K. PALMER, G. FELICIANO , & T.L. BLOUGH, 1983. Mediterranean fruit fly life cycle estimations for the California eradication program. In : « R. Cavalloro (Ed.), *Fruit Flies of Economic Importance*. A.A. Balkema, Rotterdam, 642 p. » : 564-570.

TSITSIPIS J.A. & C. ABATZIS, 1980. Relative humidity effects at 20°C, on eggs of the olive fly, *Dacus oleae* (Diptera: Tephritidae), reared on artificial diet. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 28 : 92-99.

TZANAKAKIS M.E. & D.S. KOVEOS, 1986. Inhibition of ovarian maturation in the olive fruit fly under long photophase and an increase of temperature. *Annals of the Entomological Society of America* 79 : 15-18.

VARGAS R.I., D. MIYASHITA & T. NISHIDA, 1984. Life history and demographic parameters of three laboratory-reared tephritids (Diptera: Tephritidae). *Annals of the Entomological Society of America* 77 : 651-656.

VARGAS R.I., W.A. WALSH, E.B. JANG, J.W. ARMSTRONG, & D.T. KANEHISA, 1996. Survival and development of immature stages of four hawaiian fruit flies (Diptera: Tephritidae) reared at five constant temperatures. *Annals of the Entomological Society of America* 89 (1): 64-69.

VAYSSIERES J.F., 1999. Les relations insectes-plantes chez les Dacini (Diptera - Tephritidae) ravageurs des cucurbitaceae à La Réunion. *Thèse du Museum National d'Histoire Naturelle, Paris*, 206p.

WAGNER T.L., H.I. WU, J.H. SHARPE, R.M. SCHOOLFIELD & R.N. COULSON, 1984. Modeling development rates: a literature review and application of a biophysical model. *Annals of the Entomological Society of America* 77 : 208-225.

WHITE I.M. & M.M. ELSON-HARRIS, 1992 Fruit flies of economic significance : their identification and bionomics. *CAB International, UK*, 601p.

WILLIAMSON D.L., 1989. Oogenesis & spermatogenesis. In: « *A.S. Robinson & G.H.S. Hooper (eds), Fruit flies : their Biology, Natural Enemies and Control. World Crop Pests, 3A, Elsevier, Amsterdam ,372 p. » : 141-151.*

TITRE

Etude comparée de la biologie du développement chez trois espèces de mouches des fruits (*Ceratitis* spp.) (Diptera : Tephritidae), nuisibles aux cultures fruitières à La Réunion.

RESUME

A La Réunion, les mouches des fruits (Diptera : Tephritidae) constituent les principaux ravageurs des cultures fruitières. Le développement et la survie de la mouche méditerranéenne des fruits, *Ceratitis capitata* (Wiedemann), de la mouche du Natal, *C. rosa* (Karsch) et de la mouche des Mascareignes, *C. catoinii* Guérin-Mèneville sont comparés à 5 températures constantes de 15 à 35°C. Les seuils minimums de développement et les constantes thermiques ont pu être calculés par le modèle des sommes de température. Les espèces diffèrent notamment au stade larvaire et peu au stade embryonnaire. *C. rosa* semble plus adaptée aux basses températures que les deux autres espèces. Globalement *C. catoinii* possède une survie faible sur l'ensemble de la gamme de température étudiée. La distribution des trois *Ceratitis* sur l'île peut être partiellement expliquée par la réponse différentielle des espèces à la température. D'un point de vue appliqué, les résultats obtenus serviront à optimiser les élevages au laboratoire. Ils contribueront en outre, dans un proche avenir, aux études conduites sur la modélisation des populations de mouches des fruits.

MOTS-CLES

Diptera, Tephritidae, *Ceratitis*, mouches des fruits, température, développement, survie

TITLE

Comparative study of the developmental biology of three species of fruit flies (*Ceratitis* spp.) (Diptera : Tephritidae), pests of fruit crops in Reunion island.

ABSTRACT

Fruit flies (Diptera : Tephritidae) are the more important pests damaging fruit crops in Reunion island. Survival and development of the Mediterranean fruit fly, *Ceratitis capitata* (Wiedemann), the Natal fruit fly, *C. rosa* (Karsch) and the Mascarenes fruit fly, *C. catoinii* Guérin-Mèneville were compared at 5 constant temperatures from 15 to 35°C. The lower developmental threshold and the thermal constant were calculated using the temperature summation model. It is to be noted that the species differ mainly at the larval stage and few at the egg stage. *C. rosa* seems to be better adapted to low temperatures than the two others. Globally *C. catoinii* has a low survival rate on the whole range of temperature studied. The different responses of the three *Ceratitis* species at various temperatures can explain to some extent their distribution on the island. The results obtained will be used for optimising laboratory rearing. Furthermore, our data will be useful for constructing computer simulation models to predict fruit flies population dynamics.

KEYWORDS

Diptera, Tephritidae, *Ceratitis*, fruit flies, temperature, development, survival